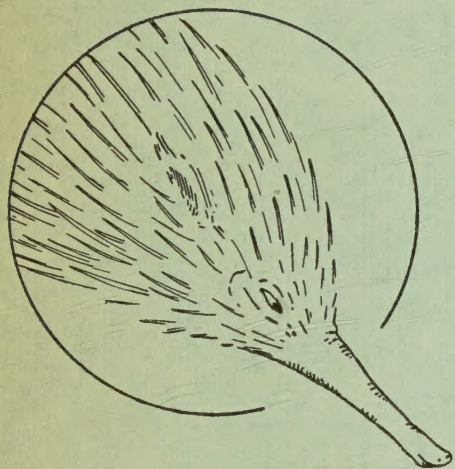


OVER HET GEHOORORGAAN VAN ECHIDNA, DEN MIERENEGEL



Library of the
Lancet Medical Library

Library of the
Lancet Medical Library



G. M. BAGGERMAN

OVER
HET GEHOORORGAAN
VAN ECHIDNA

„Und die seltenste Form bewahrt im Geheimen das Urbild.“
GOETHE.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

OVER HET GEHOORORGaan VAN ECHIDNA

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR
IN DE GENEESKUNDE AAN DE RIJKSUNIVERSITEIT
TE GRONINGEN, OP GEZAG VAN DEN RECTOR-
MAGNIFICUS Dr. H. M. DE BURLET, HOOGLEERAAR
IN DE FACULTEIT DER GENEESKUNDE, TEGEN
DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER GE-
NEESKUNDE TE VERDEDIGEN OP VRIJDAG 16 JUNI
1944, DES NAMIDDAGS TE 16.15 UUR PRECIES

DOOR

GEERTJE MARRIGJE BAGGERMAN

MED. DOCT^a

GEBOREN TE MALDEN (GELDERLAND)

BIJ J. B. WOLTERS' UITGEVERS-MAATSCHAPPIJ N.V.
GRONINGEN — BATAVIA — 1944

PROMOTOR: H. M. DE BURLET

INHOUDSOPGAVE

	Pag.
I. Over Monotremata in het algemeen	I
II. Over het gehoororgaan van Echidna	10
A. Het inwendig oor	10
a. Inleiding	10
b. Vliezig labrynth	13
c. Zintuigplekken, fijnere bouw	22
d. Het organon Corti	34
e. De perilymphatische ruimte	39
f. De innervatie	45
B. Het middenoor	47
C. Het uitwendig oor	57
Samenvatting	60
Zusammenfassung	63
Literatuur	66

I. OVER MONOTREMATA IN HET ALGEMEEN

Zonder ons in de moeilijke vraag omtrent de afstamming der zoogdieren te willen verdiepen, moge het geoorloofd zijn op de bijzondere plaats, die de Monotremata in het systeem der gewervelde dieren innemen, kort in te gaan. Tot deze groep, waarvan de vertegenwoordigers in Australië, Tasmanië en Nieuw-Guinea worden aangetroffen, behooren slechts de mierenegel en het vogelbekdier (*Echidna*, *Pro-echidna* en *Ornithorhynchus*). Aan deze verwijderde vindplaats is toe te schrijven, dat zij pas betrekkelijk laat de aandacht der zoölogen hebben getrokken *). Toen dit eenmaal het geval was, heeft men, getroffen door tal van bijzonderheden van bouw en levenswijze dezer zeer gespecialiseerde vormen, veel studie van deze groep gemaakt.

Zooals straks blijkt, wanneer de resultaten van het onderzoek van het gehoororgaan worden beschreven, treffen wij daar een reeks van kenmerken aan, waarvan sommige aansluiten aan de bevindingen bij zoogdieren, andere aan die bij Sauropsiden. Ten einde in het licht te stellen, dat dit niet alleen geldt voor het gehoororgaan, moge hier in kort bestek het een en ander volgen, dat op andere orgaansystemen betrekking heeft. Ook hier komt telkenmale de dooreenmenging van zoogdier- en Sauropsidenkenmerken aan den dag.

De eigenaardige *voortplantingswijze* heeft reeds vroeg de aandacht getrokken **). Historisch was het verloop aldus, dat MECKEL ⁷⁷⁾ in

*) De eerste berichten aangaande deze bijzondere zoogdiergroep zijn afkomstig van G. SHAW, „*Myrmecophaga aculeata*” (1792) en „*Platypus anatinus*” van 1799. Als verdere vroege onderzoekers zijn te noemen BLUMENBACH, „Ueber das Schnabelthier (*Ornithorhynchus paradoxus*)”, ein neu entdecktes Geschlecht von Säugethieren des fünften Welttheils”, van 1800, WIEDEMANN, „Nachricht von einem äusserst sonderbaren neu entdeckten Säugethier *Platypus anatinus*”, van 1800, en CUVIER in „*Leçons d'anatomie comparée*”, 7, 1800.

Een uitgebreide literatuurlijst van de onderzoekingen vóór 1860 vindt men in de dissertatie van A. STRAUCH, Dorpat, 1899, getiteld: „*De loco monotrematibus in systema zoologico assignando et de Ornithorhynchi anatini Shaw*”.

**) Uit de titels van de volgende, chronologisch gerangschikte geschriften over de voortplanting en het zoogen der Monotremata, kan men opmaken, welke tegenstrijdige meeningen aanvankelijk dienaangaande bestonden.

GEOFFREY St. HILAIRE, „Note ou l'établit que les Monotrèmes sont ovipares et qu'il doivent former une cinquième classe de l'embranchement des animaux vertébrés”, Bull. d. Scienc. p. la Soc. philomatique, 1822.

MECKEL, J. Fr. „Die Säugethiernatur des *Ornithorhynchus*”, 1824.

GEOFFREY St. HILAIRE, „Sur un appareil glanduleux récemment decouvert en Allemagne

1826 de al vroeger waargenomen klieren in den buikwand van het vogelbekdier als zogklieren duidde. Zijn opvatting werd in 1832 door OWEN ⁸⁴⁾ bevestigd. Het reeds vroeger waargenomen feit, dat het vogelbekdier eieren zou leggen, werd na de waarneming van MECKEL als onjuist beschouwd, totdat in 1884 zoowel HAACKE ⁴⁸⁾ als CALDWELL ²¹⁾ het herontdekten, zoowel voor *Echidna* als voor *Ornithorhynchus*. Daar de zoogdieren van oudsher als levendbarend werden beschouwd, ontstond er omtrent de classificatie vanzelfsprekend wederom twijfel.

Het dooierrijke ei heeft bij den mierenegel en het vogelbekdier een afmeting van een kleine centimeter, wanneer het gelegd wordt. Terwijl de laatste vorm zijn beide eieren in het nest deponeert, brengt de mierenegel het ei, het is er steeds maar één, met behulp van zijn snuit in een broedbuidel aan de voorzijde van den buik, waar de verdere ontwikkeling plaats vindt. Zooals bekend is het voorkomen van een broedbuidel een algemeen kenmerk der Australische zoogdiergroep der Marsupialia, buideldieren. Echter dient opgemerkt te worden, dat de buidel bij *Echidna* een voorbijgaand vormsel is, dat slechts optreedt ter opname van het ei.

De wijze van *klieving* van het ei, is als die van andere meroblastische eieren, d.w.z. er heeft een oppervlakkige discoidale klieving plaats, zooals we die bij de dooierrijke eieren van reptielen en vogels (Sauropsiden) kennen. Op de ontwikkeling kunnen wij niet verder ingaan, evenmin op de vorming der vruchtvliezen; dat deze laatste veel overeenkomst met die der Sauropsiden moet hebben, is met het oog op het ontbreken eener placenta vanzelfsprekend.

Om zich uit de eischaal te bevrijden beschikt *Echidna* over een z.g. *eitand*, een vormsel op de punt van den snuit, zooals ook vogels dit hebben.

dans l'Ornithorhynque, situé sur les flancs de la région abdominale et faussement considéré comme une glande mammaire", Ann. d. Scienc. Nat., 1826.

BAER, C. E. v. „Noch eine Bemerkung über die Zweifel, welche man gegen die Milchdrüse des Ornithorhynchus erhoben hat und Betrachtungen über das Eierlegen und Lebendiggebären", Deutsch. Arch. f. Physiol., 1827.

OWEN, R. „On the mammary glands of Ornithorhynchus paradoxus", Phil. Transact. f. 1832.

OWEN, R. „On the mammary glands of *Echidna hystrix*", Proc. Zool. Soc. London, 1832.

GEOFFREY ST. HILAIRE, „Mémoire sur les glandes abdominales de l'Ornithorhynque faussement présumées mammaires, lesquelles secrètent non du lait mais du mucus, première nourriture des petits nouvellement éclos", Gaz. Med. d. Paris, 1833.

GEOFFREY ST. HILAIRE, „Mémoire sur les glandes abdominales chez l'Ornithorhynque, dont la détermination comme mammaires fut en Allemagne et de nouveau en Angleterre un sujet de controverse", Paris, 1833.

Over het *zoogen* het volgende. Bij *Echidna* monden aan de ventrale zijde rechts en links in een schotelvormige ruimte, klieren met een groot aantal openingen uit, die een product leveren, dat zich weliswaar in zijn chemische samenstelling van zoogdiermelk in vele opzichten onderscheidt, echter ter voeding van het jong dezelfde functie vervult. Van een zuigen in strikten zin is geen sprake, het taaie voedzame klierproduct wordt waarschijnlijk door het jong opgelikt. De klier wordt beschreven als een gemetamorphoseerde zweetklier (*tubuleuze, merokriene klier*).

Het boven aangeduide dualisme treedt op het gebied der voortplanting en der verzorging der nakomelingschap al bijzonder duidelijk naar voren; de tegenstelling, die in den naam „*oöleggend zoogdier*” gelegen is, onderstreept dit dualisme.

In verband met de zogklieren moge hier het voorkomen van het de zoogdieren karakteriseerende *haarkleed*, genoemd worden. Geen *Sauropsied* heeft haren, bij geen zoogdier ontbreken ze. Dat de mierenegel bovendien stekels heeft, duidt zijn naam reeds aan.

In verband met de voortplanting nog een enkel woord over de *geslachtsorganen*. De naam *Monotremata*, syn. *cloacadiëren*, syn. *Ornithodelphia*, drukt in laatstgenoemden term, die immers beteekent: een op de vogels gelijkende baarmoeder, reeds uit, dat *Sauropsiden*-kenmerken hier op den voorgrond treden. Ook de naam *Monotremata*, d.w.z. dieren met één opening, nl. van de cloaca, *cloacadiëren*, duidt in dezelfde richting. De producten van den tractus intestinalis, van de urinewegen en van het genitaalapparaat beschikken over slechts één gemeenschappelijken uitvoerweg, zooals bij de *Sauropsiden*. Deze cloaca vertoont echter in zijn ontwikkeling eenige bijzonderheden, die niet onvermeld mogen blijven. De primitieve entodermale cloaca wordt op een bepaald stadium in de ontwikkeling, zooals bij alle hogere zoogdieren in een *pars analis* en een *pars urogenitalis* verdeeld. Vervolgens ontstaat er, dus secundair, een nieuwe definitieve cloaca, die de beide bovengenoemde ruimten (*rectum* en *sinus urogenitalis*) omsluit en die van ectodermale afkomst is. De cloaca der *Monotremata* is dus in wezen niet dezelfde als die der *Sauropsiden*.

De beide oviducten en uteri monden afzonderlijk in de cloaca uit. Deze gescheidenheid der beide oviducten treffen we eveneens aan bij de buideldieren, syn. *Marsupialia*, die terwille van dit kenmerk met de *Monotremata*, als *Didelphia*, één groep vormen. Deze groep onderscheidt zich hierdoor van alle andere zoogdierorden, die tezamen als *Monodelphia*, of ook *Placentalia*, samengevat worden.

Als Sauropsiden-kenmerken van het urogenitaalstelsel zijn verder nog te noemen: het ontbreken van een descensus testicularum en het eigenaardige feit, dat slechts één ovarium functionneert en wel, als bij de vogels, het linker.

Over den *tractus intestinalis*. Door de zeer gespecialiseerde voedingswijze van beide vormen der Monotremata, is het gebit vrijwel verloren gegaan. Echidna beschikt over hoorntandjes op tong en verhemelte, tanden ontbreken, evenals bij den miereneter (*Myrmecophaga*) geheel. *Ornithorhynchus* heeft op jeugdigen leeftijd eenige veelknobbelige kiezen, die later door hoornplaten, geschikt voor het verbrijzelen van schaaldieren, vervangen worden. De veelknobbelige kies is voor de palaeontologen aanknoopingspunt geweest voor het onderkennen van uitgestorven monotremenvormen (*Multituberculata*).

Ook de bekleeding der maag met meerlagig plaveiselepitheel is als aanpassingsverschijnsel aan het eenzijdige dieet op te vatten. Wat den bouw der lever betreft, zoo vertoont Echidna het type van de Sauropsidenlever, dat zich uit in den tubuleuzen bouw. Bij *Ornithorhynchus* heeft de lever zoogdierkarakter.

Het *strottenhoofd* der Monotremata is opmerkelijk, omdat zijn afkomst van het visceraalskelet, zich hier duidelijker manifesteert dan bij eenig zoogdier. Het thyreoid bestaat uit een copula met beiderzijds twee bogen, waartusschen een musculus interthyreoides is uitgespannen. Het cricoid vormt geen gesloten ring, doch is dorsaalwaarts open, zooals de tracheaalringen. Het arytaenoid heeft geen processus vocalis, daar de stembanden ontbreken. Als geheel vertoont het strottenhoofd kenmerken, die het een eigen plaats doen innemen, daar noch dat der Sauropsiden, noch dat der Mammalia er bij aansluit.

Het *vaatstelsel*. In overeenkomst met de reptielen vertoonen de Monotremata tijdens de ontwikkeling een geperforeerd zeefachtig septum atriorum. Evenals bij vogels monden ook bij Echidna de drie groote lichaamsvenen, de vena cava caudalis, de vena cava cranialis sinistra et dextra, gescheiden in het atrium dextrum. De vena cava cranialis sinistra, die bij de hogere zoogdieren oblitereert, persisteert bij Echidna, de Marsupialia en de Insectivora. Wèl is er echter reeds een verbinding tusschen de beide venen, die het bloed uit kop en voorste extremiteiten naar den rechter boezem afvoeren. Evenals bij de Sauropsiden en in tegenstelling met alle Marsupialia en Placentalia heeft Echidna slechts één vena pulmonalis, die in het hart uitmondt. Het rechter atrio-ventriculaire ostium van Echidna wordt afgesloten door één enkele musculieuze klep, evenals dit bij krokodillen en vogels

het geval is. Het linker ostium atrio-ventriculare heeft drie kleppen en drie papillairspieren, overeenkomstig den toestand bij de vogels. De zoogdieren daarentegen hebben hier twee kleppen en twee papillairspieren. Verder biedt het venenstelsel tal van vermeldenswaardige bijzonderheden. Het bouwplan van het venenstelsel van de Monotremata is zoogdierachtig, zoo is b.v. het nierpoortadersysteem uitgeschakeld. Caudaal van de inmonding van de venae renales in de onderste holle ader, is de vena cava caudalis verdubbeld. De vena capitis lateralis, een bloedvat, dat we bij alle Sauropsiden aantreffen, bestaat ook nog bij de Monotremata.

Ir verband met het vaatstelsel zij hier gewezen op het feit, dat de Monotremen, niet zonder meer als warmbloedig zijn aan te merken. Hun *temperatuur* is niet constant en wisselt in aanpassing aan hun omgeving tot een bedrag van 7 à 8 graden. De gemiddelde lichaams-temperatuur is voor een zoogdier laag (28 graden Celsius). In dit opzicht nemen deze vormen een tusschenpositie in tusschen kouden warmbloedige dieren.

Over het *skelet*. Door het uitvoerig onderzoek van GAUPP³⁶⁾, die het rijke materiaal van SEMON bewerkte, zijn wij over de ontwikkeling van den schedel goed geörienteerd. Het chondrocranium, dat door volledigheid uitmunt, heeft een zoogdierkarakter, al vertoont het ook in sommige opzichten verwantschap met dat der Sauropsiden. Ook de verhouding tusschen het cavum cranii en de labyrinthkapsel is bij Echidna zoogdierachtig. Bij de Sauropsiden is de labyrinthkapsel zeer groot in verhouding tot de schedelholte en neemt tevens deel aan de zijdelingsche begrenzing daarvan. Bij Echidna ligt de labyrinthkapsel in den bodem van het cavum cranii. GAUPP wijst erop, dat de steilstand van de labyrinthkapsel een primitief kenmerk zou zijn. Deze steilstand is niet zoo uitgesproken, want de pars acustica en de pars statica liggen veeleer naast elkaar, zooals de zoogdieren met gewonden cochlea dat in nog sterkere mate vertoonen.

De neuskapsel is bij de Mammalia caudaalwaarts verschoven, bij de Sauropsiden ligt de neuskapsel veel meer voor de hersendoos. Dit verschijnsel is te zien in verband met de toename der hemisferen. Echidna laat zich niet in dit schema passen, want deze vorm vertoont dit caudaalwaarts verplaatst zijn in buitengewoon sterke mate, terwijl toch de hemisferen matig ontwikkeld zijn. De totale indruk van de neuskapsel doet aan die der Sauropsiden denken.

Boven de oorkapsel bevindt zich een tot het primordiaalcranium behorende kraakbeenplaat, de supracapsulair-plaat, die later verbeent.

Het squamosum ligt als dekbeen aan de buitenzijde van de supra-capsulair-plaat. Tusschen beide bevindt zich het temporaalkanaal, oorsprongsgebied voor een kop van den musculus temporalis. Hierdoor begrenst het squamosum slechts voor een klein deel het cavum cranii. Den hier beschreven toestand vindt men bij Sauropsiden, niet bij zoogdieren. Ook andere kenmerken van den schedel, betrekking hebbende op het septomaxillare en het pterygoid, bieden aanknoopingspunten met de Sauropsiden.

Het achterhoofdgewricht verdient verder onze aandacht. Het bekende feit, dat de zoogdieren twee achterhoofdsknobbels hebben en de Sauropsiden slechts één, maakt het belangwekkend na te gaan, hoe de Monotremata zich in dit opzicht gedragen. Deze vertoonen één niervormigen condylus occipitalis, waarvan het kraakbeen door een groeve onvolledig in tweeën gedeeld is (condylus bifidus). Het atlanto-occipitaalgewricht van *Echidna* is onvolledig door een septum interarticulare gescheiden. Een gewricht tusschen epistropheus en atlas hebben de Sauropsiden niet, althans geen gewricht in de ware betekenis. Bij de zoogdieren zijn hier drie verschillende gewrichtsholten aanwezig. *Echidna* wijkt van het zoogdierschema af, hier komt één atlanto-epistrophicaal gewricht voor, dat samenhangt met de articulatio atlanto-occipitalis.

De schoudergordel vertoont een procoracoid, dat met het sternum verbonden is. De stand van het schouderblad is eveneens primitief, de lengteas ervan staat nl. loodrecht op de lichaamsas. De humerus van *Echidna* vertoont een foramen supra-condyloideum, voor den nervus medianus en eventueel voor de arteria brachialis. Ook de *Edentata*, de *Insectivora* en de *Rodentia* hebben dit kenmerk, dat voor Sauropsiden algemeen is.

Aan den bekkengordel vallen de betrekkelijk kleine darmbeenderen op. Verder is *Echidna* het eenige zoogdier met een doorboord acetabulum, een algemeen vogelkenmerk. De Monotremen zijn als eenige zoogdieren met de buideldieren in het bezit van ossa marsupialia, luidelbeenderen, die met den bovenrand van het schaambeen articuleeren. Verder hebben zij een blijvend dubbel kniegewricht, dat ook de mensch op een bepaald ontwikkelingsstadium vertoont. Bovendien treffen we een gewricht aan tusschen het femur en de fibula, dat b.v. ook de *Lacertilia* vertoonen. Tenslotte liggen de talus en de calcaneus nog naast elkaar, hoewel er reeds een aanduiding is van de plantairwaarts-verplaatsing van den calcaneus. Bij Sauropsiden is het naast elkaar liggen van talus en calcaneus een normale toestand.

Het onderzoek van het *zenuwstelsel* heeft tal van belangwekkende resultaten opgeleverd; hier kunnen slechts enkele punten worden aangestipt.

In verhouding tot de lichaamsafmetingen zijn de hersenen der cloacadiëren groot. De cortex vertoont bij *Echidna* een aanduiding van windingen, bij *Ornithorhynchus* is dit niet het geval; volgens ELLIOT SMITH ¹⁰¹⁾ is, voor den oppervlakkigen onderzoeker, de overeenkomst met vogelhersenen groot.

Moge de schors goed ontwikkeld zijn, het is gebleken, dat zij slechts begin- en eindpunt voor een kleine capsula interna is. Deze capsula interna is zelfs veel geringer van omvang dan die der Marsupialia en Insectivoren, hoewel deze een relatief kleinere hersenschors hebben. Het neo striatum der zoogdieren, een vormsel, dat de reptielen ook reeds bezitten, wordt door de capsula interna verdeeld in een nucleus caudatus en een nucleus lentiformis. Bij de Monotremata is deze verdeling niet tot stand gekomen door de geringe ontwikkeling van de cerebrofugale en de cerebropetale banen, die de capsula interna vormen. Men is geneigd uit het voorgaande te concluderen, dat de integreerende functie van de hersenschors der Monotremata niet in verhouding staat tot haar grootte. Het feit, dat een capsula interna aanwezig is, scheidt echter de Monotremata van de Sauropsiden. Bij de laatsten staat de hersenschors, het archipallium, vrijwel geheel in dienst van het reuk-orgaan, uitgezonderd een veldje lateraal van het neostriatum gelegen, het primitieve neopallium. Een capsula interna komt dientengevolge bij reptielen en vogels niet tot ontwikkeling. Dat *Echidna* een capsula interna, hoe gering dan ook, heeft, bewijst dat deze vorm een schorsgedeelte bezit, dat niet meer in dienst van den reuk staat, maar verbindingen zoekt met andere gedeelten van het centraal zenuwstelsel.

Verder zou hier te noemen zijn de verbinding der hemisferen door middel van den balk. Een corpus callosum hebben de Monotremata en enkele Marsupialia niet. De vezels, die de beide helften van het neopallium verbinden, loopen door de commissura rostralis, die voor 60 % uit dit soort vezels bestaat. Eveneens is er een verbinding van de neo-cortex met het cerebellum. Uit de geringe ontwikkeling van de ponskernen blijkt, dat deze banen slechts zwak vertegenwoordigd zijn.

De kleine hersenen bestaan uit een pallio-cerebellum (vermis) en een neo-cerebellum, de beide hemisferen. De geringe grootte en het geringe aantal windingen valt bij de Monotremata op. Den worm hebben alle gewervelde dieren gemeen, terwijl het neo-cerebellum een vormsel is, dat de Mammalia kenmerkt. Ook *Echidna* staat hierin

aan den kant van de zoogdieren. Het feit dat de hemisferen klein zijn, staat mede in verband met de bovenvermelde reeds geringe ontwikkeling van het neo-pallium en de verbindende banen met de cerebellaire schors.

De nucleus olivae, een kerngroep in de medulla oblongata, die in verbinding staat met het cerebellum, heeft bij *Echidna* een anderen bouw dan bij de *Mammalia*. Het is een boogvormig orgaar, dat een rond middenstuk omgeeft en er tevens mede samenhangt. In den samenhang der onderdeelen komt de olijf van *Echidna* met die van vogels overeen, terwijl bij de zoogdieren de onderdeelen, te weten de dorsale en mediale bijolijf en de laterale hoofdkern, niet met elkaar samenhangen.

De lamina terminalis, de weg, waarlangs commissuurvezels oversteken, is bij den mierenegel, de buideldieren en de reptielen goed vergelijkbaar. We vinden er nl. twee overstekende bundels van vezels in, te weten, de reeds eerder genoemde commissura rostralis en de commissura superior, syn. commissura hippocampi, syn. psalterium.

Over de *centrale acustische banen*. In verband met het onderwerp van dit geschrift, is het van belang te constateeren, dat een corpus trapezoides, een nucleus olivaris superior, en een corpus geniculatum mediale, zij het dan ook zwak ontwikkeld, aanwezig zijn. Ook bij de Sauropsiden vinden we een met de oliva superior vergelijkbare kerngroep. De nucleus cochlearis ventralis van de Placentalia, ligt bij de Monotremata en Marsupialia dorsaal, evenals dit bij de reptielen het geval is, terwijl daar de nucleus cochlearis dorsalis ontbreekt. Ook de verbindingen van den nucleus cochlearis ventralis, het corpus trapezoides en de lemniscus lateralis, liggen dienovereenkomstig bij de Ditremata ook meer dorsaal dan bij de overige *Mammalia*.

Uit het voorgaande zien we dat, wat het centraal zenuwstelsel aangaat, de Monotremata de meeste verwantschap toonen met de zoogdieren, daarnaast worden echter een aantal kenmerken aangetroffen, die typisch zijn voor de Sauropsiden.

Echidna, een nacht- en landdier, heeft een veel sterker ontwikkeld olfactorisch systeem dan *Ornithorhynchus* en het uiterlijk van het centraal zenuwstelsel is hierdoor bij beide diersoorten sterk uiteenlopend. Is voor *Echidna* de reuk het meest levensgewichtige zintuig, zoo is voor het vogelbekdier de tastzin, gelocaliseerd in den snavel en verzorgd door den nervus trigeminus, het belangrijkste zintuig.

Het aantal verschilpunten van *Echidna* en *Ornithorhynchus* onderling, zou nog belangrijk uit te breiden zijn, dit valt echter buiten het

kader van deze inleiding. Het uiteenloopen in zoovele kenmerken, verband houdende met hun verschillende levenswijze, is een bewijs voor den phylogenetischen ouderdom der beide nog levende vormen der Monotremata. Om zich een beeld te vormen van de oerzoogdieren, zijn de mierenegel en het vogelbekdier ongeschikt, omdat zij hoog gespecialiseerd en in sommige opzichten zelfs gedegenereerd zijn (zooals b.v. het oog van *Echidna* en de broedbuidel van het vogelbekdier). Van de fossiele voorouders van de groep der Monotremata is tot op heden weinig bekend; ook in dit opzicht staat de groep geïsoleerd.

Toch vormt het feit van het behouden blijven dezer geïsoleerde „levende fossielen” een voor den bioloog niet genoeg te waardeeren studieobject, dat door zijn aanwezigheid als een steunpunt uitsteekt in de breede kloof, die tusschen de Mammalia en de Sauropsiden gaapt.

Indien de lezer uit het oppervlakkige overzicht van een aantal Monotremenkenmerken een indruk heeft verworven van de bijzondere positie, die deze vormen in de natuur innemen, dan heeft deze inleiding daarmede aan haar doelstelling voldaan. Zij beoogt het belang te onderstrepen van het gedetailleerde onderzoek van elk orgaan, in ons geval dus van het gehoororgaan, bij een vertegenwoordiger dezer bijzondere diersoort. Vooral uit een vergelijkend anatomisch oogpunt verdient dit belangstelling; er werd naar gestreefd dit gezichtspunt niet te veronachtzamen.

Over het labyrinth is betrekkelijk weinig bekend, wat toegeschreven moet worden aan de moeilijkheid, behoorlijk gefixeerd volwassen materiaal te verkrijgen. Zelfs het rijke materiaal, dat SEMON uit Australië meebracht, schoot in dit opzicht te kort, terwijl het embryonale materiaal aan tal van bewerkers stof tot onderzoek bood. Des te meer is de welwillende hulpvaardigheid van Professor BURKIT met dank te gedenken; het door hem gezonden materiaal vormt den grondslag van dit onderzoek.

Ook anderen hebben hier met vrucht gebruik van gemaakt, hun resultaten zijn in dit geschrift mede opgenomen en verwerkt, opdat een zoo volledig mogelijke samenvatting, van het tot nu toe over het *Echidnalabyrinth* bekende, zou worden bereikt.

II. OVER HET GEHOORORGAAN VAN ECHIDNA

Ons onderwerp valt in de gebruikelijke drie hoofdstukken: uitwendig oor, middenoor en inwendig oor uiteen. Over de beide laatste bestaat een vrij uitvoerige literatuur, waaraan wij niet veel toe te voegen hebben. Toch leek het de moeite waard datgene wat onze seriën hier omtrent leerden niet onvermeld te laten. De hoofdschotel van ons onderzoek heeft betrekking op het inwendig oor, vandaar dat wij met dit hoofdstuk beginnen. Terwijl de aanvullende bijzonderheden der beide andere hoofdstukken aan het slot volgen.

A. HET INWENDIG OOR

a. INLEIDING

Onze kennis van het labyrinth der Monotremata, vooral wat den fijneren bouw betreft, is tot nu toe vrij spaarzaam, wat zich, zooals reeds vermeld, eenvoudig genoeg laat verklaren uit het feit, dat goed gefixeerd materiaal van deze zeldzame zoogdieren moeilijk te verkrijgen is. Wat den grover en bouw aangaat, hebben we veel te danken aan HYRTL 1845⁵⁷⁾ en IBSEN 1846⁶¹⁾ als eerste onderzoekers, later aan DENKER 1901²⁴⁾ en GRAY 1908⁴³⁾. Mikroskopische waarnemingen werden verricht door PRITCHARD 1881⁸⁵⁾ en KOLMER 1925⁷¹⁾. De ontwikkeling van het labyrinth van Echidna is door ALEXANDER³⁾ in Semon's Zoologische Forschungsreisen uitvoerig beschreven (1904).

Het Echidna-materiaal, dat den grondslag vormt van dit onderzoek is afkomstig van Prof. BURKIT (Australië). De objecten werden in kalium-bichromaat-formol-ijsazijn gefixeerd en hebben de lange reis goed doorstaan, zoodat de celloidineseriën, die gemaakt werden (in frontale richting) zeer geschikt zijn voor het onderzoek. Als toevallige vondst werd in één der drie seriën een extra zintuigplek van crista-achtig karakter aangetroffen, die elders beschreven werd²⁶⁾. In het handboek der vergelijkende anatomie van BOLK, GÖPPERT, KALLIUS en LUBOSCH (Bd. 2, 1934) werden op verschillende plaatsen reeds conclusies uit deze seriën gepubliceerd. Eveneens werd dit materiaal benut door WESTON bij zijn vergelijkende onderzoekingen over de grootte der zintuigplekken en de innervatie van het labyrinth¹¹⁰⁾ en¹⁰⁹⁾ (1939).

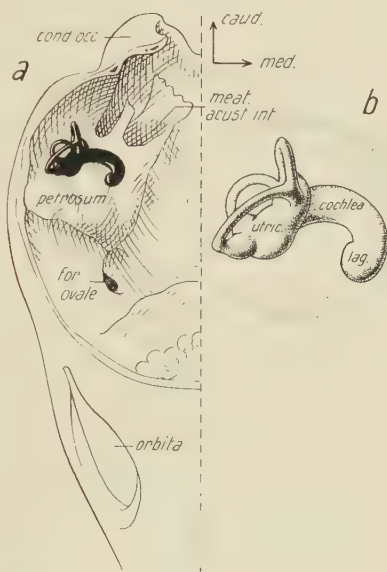
Ter algemeen orientatie volgt hier een afbeelding van de schedel-

basis van *Echidna*, waarnaast in de juiste positie in de ruimte een *labyrinth-afgietsel* is weergegeven (Afb. 1). Dit afgietsel is geteekend naar een corrosiepreparaat van roode hars, dat omstreeks 1850 door CLAUDIUS in Marburg gemaakt werd en dat zich met dat van *Ornithorhynchus* en vele andere, vooral menselijke afgietsels, bevindt in het Anatomisch Laboratorium aldaar. De beide afgietsels der *Monotremenlabyrinth*en werden ons welwillend door Prof. Dr. A. BENNINGHOFF ter beschikking gesteld in verband met dit onderzoek.

Men moet zich wel realiseeren, dat een *labyrinthafgietsel* slechts een algemeen indruk kan geven omtrent de verhoudingen van het vliezige *labyrinth*, daar het de omgevende *perilymphatische ruimte* mede omvat.

De stand van de booggangen in de ruimte, hun ligging in het *petrosum*, zijn in overeenstemming met wat wij bij zoogdieren algemeen waarnemen. Het vlak van de voorste vertikale booggang (v.v.bg.) staat loodrecht op de as van het *petrosum*. Het vlak van de achterste vertikale booggang (a.v.bg.) maakt hiermede een hoek van omstreeks negentig graden; de horizontale booggang (h.bg.), opvallend door zijn geringe lengte en relatief groote doorsnede ligt in een vlak dat vrijwel loodrecht op de beide vertikale booggangen staat. Een zeer opvallend verschijnsel is de groote lengte van de v.v.bg. ten opzichte van de

beide andere, tevens vertoont deze een zekere zwierigheid in zijn verloop. In verband met dit opmerkelijke lengteverschil zou ik willen wijzen op het typeerende verloop der beide vertikale booggangen bij de vogels. Het *crus commune* is daar om zijn vertikale as gedraaid, met het gevolg, dat de v.v.bg. van achteren en de a.v.bg. van voren in het *crus commune* uitmondt. Hierdoor wordt, met handhaving van beperkte ruimte, een grootere booggangslengte mogelijk, die vooral de v.v.bg. ten goede komt. Hoewel de mierenegel het zoogdierschema



Afb. 1. a. Rechter schedelbasis van *Echidna* (vergr. 1 $\times$), van boven gezien, met het *labyrinthafgietsel* van CLAUDIUS in situ. b. Het *labyrinthafgietsel* 2 $\times$ ver-groot in denzelfden stand.

volgt, wat het booggangsverloop aangaat, heeft toch de v.v.bg. zijn relatief groote lengte behouden. *Echidna* doet ons hierin aan de vogels denken. Het afgietsel van de laterale booggang maakt een vrij plompen indruk vergeleken met dat der beide andere. De uitmonding van het crus simplex van de h.bg. in den utriculus vindt plaats ter hoogte van het crus commune. Uit afb. 1 blijkt, dat het cochlea-afgietsel een naar voren concave buis vormt, die een verdikt uiteinde vertoont en zich niet onder het statische deel van het labyrinth bevindt, maar veeleer, evenals bij zoogdieren, naar mediaal verschoven is. Bij krokodillen en vogels treffen we den toestand aan, dat het acustische deel van het labyrinth zich onder het statische bevindt.

Samenvattend constateeren wij, dat de booggangen in hun ligging zoogdierachtig, in hun lengte vogelachtig zijn, dat het slakkenhuis in zijn ligging zoogdierachtig is, door zijn gebrek aan windingen met dat van krokodillen en vogels overeenkomt.

Afb. 2 geeft een stereofoto van het labyrinthafgietsel van *Ornithorhynchus* weer. Er zijn ten opzichte van *Echidna* enkele verschilpunten, die het vermelden waard zijn. De booggangen zijn veel slanker en sierlijker. Ook hier is de v.v.bg. veel langer dan de beide andere, het verschil is echter niet zoo opvallend, omdat het crus commune van



Afb. 2. Stereofoto van een linker labyrinthafgietsel van *Ornithorhynchus* vervaardigd omstreeks 1850 door CLAUDIUS. Gezien van boven en mediaal (vergr. 6 $\times$).

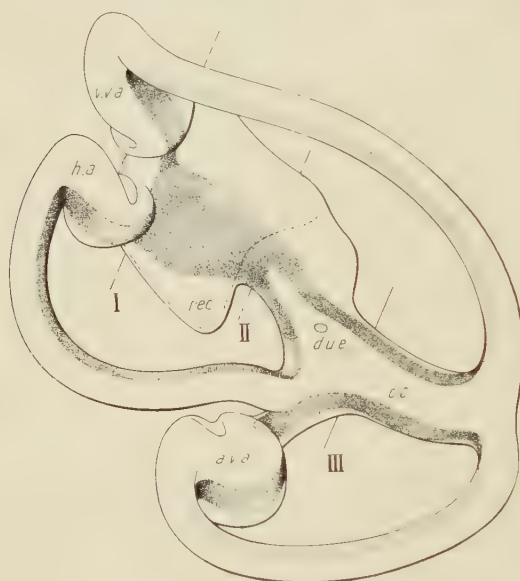
de beide vertikale booggangen langer is dan bij *Echidna*. Het punt van samenkomst der beide bovengenoemde booggangen ligt hier in hetzelfde niveau als het hoogste punt in het boogvormige verloop der beide kanalen; bij *Echidna* aanmerkelijk lager. Het *crus simplex* van de lat.bg. mondt niet afzonderlijk van de a.v.bg. in den *utriculus* uit, maar verloopt tezamen met een deel van de achterste booggang en de achterste ampul. Er is dus geen beenig schot tusschen beide, zooals bij *Echidna*. De *cochlea* ligt ook hier schuin mediaal van het booggangsapparaat. De weg der uitwaaiierende zenuwvezels van den *nervus cochlearis*, die zich verspreiden langs de boogvormige *cochlea*, is duidelijk waarneembaar, evenals het begin van den *ductus endolymphaticus*, die naast het *crus commune* zich naar de subdurale ruimte begeeft.

b. HET VLIEZIGE LABYRINTH

Om een juisten indruk te verkrijgen van de verhoudingen van het vliezige labyrint, werd een 50 maal vergroot wasmodel hiervan vervaardigd. De linker *utriculus* met de drie booggangen van boven buiten gezien is in Afb. 3 weergegeven. De bodem van den *utriculus* met het specifieke *maculae*pitheel staat vrijwel horizontaal, iets naar buiten afdalend. De *macula* neemt het geheele vooreinde van den *utriculus*-bodem in beslag, staat aan het vooreinde en aan den medialen rand zelfs tegen den zijwand op. Zij munt uit door bijzondere grootte en ongewonen vorm. Uit WESTON's onderzoek ¹¹⁰⁾ is gebleken, dat bij geen enkele andere vertebraat het aandeel der *utriculus*-*macula* ten opzichte van het totale zintuigepitheeloppervlak zoo groot is als hier. De vorm wijkt af van dien bij andere zoogdieren, doordat het achtereinde twee slippen vertoont, waarvan de grootere laterale den bodem van een expresselijk daarvoor uitgebouwde nis inneemt. Deze nis ontbreekt bij andere zoogdieren. Bij *Sauropsiden* komt een uitgesproken *recessus utriculi* voor (*Iguana*), of van den *recessus* is slechts een nis overgebleven (*Sphenodon*, *Columba*, enz.). Aan deze laatste vormen sluit de bevinding bij *Echidna* aan. Ook bij *Sauropsiden* kan de *macula* zich in de nis uitstrekken. Bij andere zoogdieren vinden wij soms, hoewel de nis ontbreekt, een *macula*, met laterocaudale slip, die door haar aanwezigheid ons aan den verdwenen *recessus* herinnert.

Zooals bij alle gewervelde dieren liggen de voorste vertikale ampullen en de horizontale ampul, die naar de resp. booggangen leiden,

vooraan. De lengte, de doorsnede van de booggangen, en het volume van de ampullen vertoonen maatverschillen ten gunste van de v.v.bg. De inmondingsplaats van het crus simplex van de horizontale booggang ligt in den recessus posterior utriculi, in de nabijheid van de inmondingsplaats van de a.v.bg. De recessus posterior utriculi is aanmerkelijk geringer van omvang dan het macula-dragende deel, dat aan den recessus utriculi der vergelijkende anatomie beantwoordt.



Afb. 3. Omtrekteekening van een wasmodel van den linker utriculus met booggangen van Echidna, gezien van dorso-lateraal. Gestippelde velden: raphe. De streeplijn omgrent het maculavlak. rec.: recessus utriculi; d.u.e.: ductus utriculo-endolymphaticus; v.v.a.; a.v.a.; h.a.: voorste en achterste vertikale ampul; horizontale ampul; c.c.: crus commune. Vergr. 13 x. De lijnen I, II en III beantwoorden aan de doorsnedebeelden van Afb. 4-I, II en III.

De booggangen danken hun ontstaan aan het optreden van uitstulpingen aan het labyrinthblaasje, waarvan de tegenover elkaar liggende wanden verkleven, om daarna te verdwijnen. Slechts het periphere gedeelte der uitstulping houdt als booggang stand. De epitheelstrooken, die raphen worden genoemd, geven de plaats aan, waar het verloren gegane stuk der „Bogen-gangstasche” overging in den persisteerenden booggangswand. Uit den aard der zaak vormen zij gesloten ringen, die aan de binnenzijde der booggangen, op de convexiteit der ampullen en tenslotte op het utriculusdak te verwachten zijn. De meeste objecten beantwoorden aan deze verwachting niet, daar zij in het vol-

wassen orgaan alleen in hun booggangsverloop behouden blijven *). Zoals afb. 3 toont, gelukte het bij Echidna de raphe in haar verloop geheel te vervolgen. Het gemakkelijkst overziet men de raphe

*) Bij andere vormen, ook zoogdieren, waarbij de raphe zelve in het utriculusdak niet meer te vervolgen is, kunnen de wandverdicking, de capillairen en de plaatselijke, verstevigde bevestiging aan het periost, de plaats waar de raphe verloren ging, verraden. Soms treft men hier ook bindweefselcellen met pigmentkorrels aan (cavia).

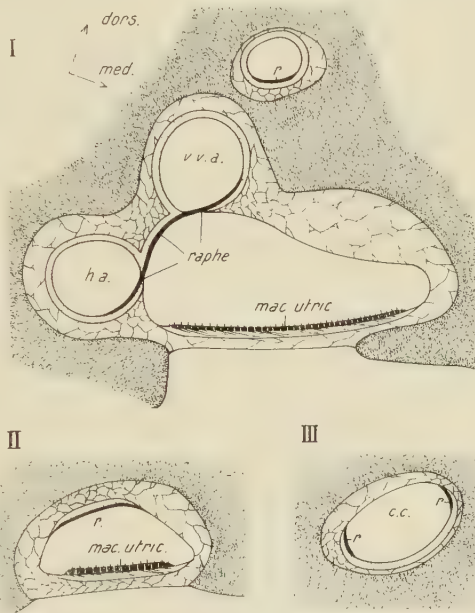
van de a.v.bg., die als gesloten ring slechts voor een klein deel op den utriculuswand verloopt, voor een grooter deel op het crus commune, vervolgens langs de booggang en over de ampul den utriculus weer bereikt. De beide andere raphen hebben op het utriculusdak een gemeenschappelijk breed veld, waar zij samenhangen (Afb. 3 en 4-I). In dit veld is het oorsprongsgebied van de beide voorste booggangen te zien, zijn aanwezigheid wijst op hun nauwe relatie. Volledigheidshalve zij hier vermeld, dat ook door STEENHUIS bij een amphibie (axolotl) een gelijksoortige samenhang der beide raphen werd aangetroffen. In principe is zij in de ontogenie bij alle vormen te verwachten¹⁹⁾.

Ook zij de aandacht gevestigd op de caudale splitsingsplaats, waar van het gemeenschappelijke veld uit de raphen van de v.v.bg. en de lat.bg. elk hun eigen weg inslaan. Deze splitsingsplaats duidt de oorspronkelijke inmondingsplaats van het crus simplex van de hor.bg. aan; secundair is deze in achterwaartsche richting verschoven.

Eenige bijzonderheden van den vorm van den

utriculus en van het crus commune zijn met het verloop der raphen in verband te brengen. Het gestippelde veld in afb. 3 vormt het hoogst gelegen deel van het utriculusdak. Dit is daar ter plaatse verdikt, en rijkelijker door bindweefselbalkjes, van bloedvaten voorzien, met de binnenzijde van het beenig labyrinth verbonden (Afb. 4-II).

De doorsnede van het *crus commune* is aan de laterale zijde tusschen de beide raphen afgeplat, de wand is hier dun en met kubische cellen bekleed; de rest van de wand is dikker, uit platte cellen bestaande en stemt in zijn bouw overeen met den booggangswand (Afb. 4-III).



Afb. 4. Geschematiseerde doorsneden, beantwoordende aan de lijnen I, II en III van Afb. 3, ter verduidelijking der ligging der raphen. h.a.; v.v.a.: horizontale; voorste vertikale ampul; r.: raphe; c.c.: crus commune.

Deze is verder gekenmerkt door een eigenaardig steunweefsel, hetwelk vertakte cellen bevat die in een homogene tusschenstof zijn opgesloten. Dit weefsel komt plaatselijk ook in den utriculuswand voor en in de ampullen, schept door zijn aanwezigheid de mogelijkheid het vliezig labyrinth met behoud van eigen vorm vrij te prepareeren. Bij lagere vormen is dit steunweefsel in het algemeen sterker ontwikkeld dan bij Sauropsiden en zoogdieren.

De *saccus endolymphaticus* is opvallend groot en plat, ligt grootendeels subduraal en zet zich als wijde buis met sterk geplooiden wand in het beenige kanaal, den *canaliculus vestibuli*, voort. Het epitheel heeft een eigenaardig karakter, zooals bij tal van andere zoogdieren wordt aangetroffen. In het losmazig bindweefsel er omheen treft men bloedvaten aan. Volgens GUILD ¹⁶⁾ zou dit wandgedeelte een endolympe-resorbeerend vermogen hebben.

Als nauwe buis het vestibulum betredend, splitst de *ductus endolymphaticus* zich in een *ductus utriculo-endolymphaticus*, en een *ductus sacculo-endolymphaticus*, die elders de verbinding tusschen *utriculus* en *sacculus* tot stand brengen. Het aldus omschrijven van deze verbinding is op genetischen grond juister dan de term *ductus utriculo-saccularis*.

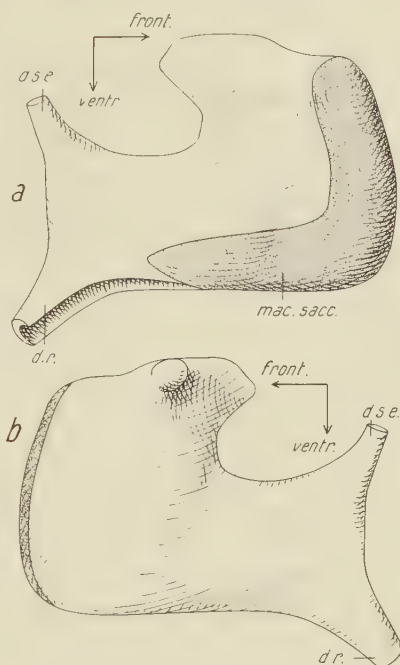
Als steeds mondt de *ductus utriculo-endolymphaticus* niet aan den medialen *utriculus*rand, doch op den *utriculus*bodem uit. Het laatste gedeelte van dit buisje ligt parallel aan den bodem, waardoor de mogelijkheid van een ventielwerking is gegeven, *utriculo-endolymphatic valve*, BAST ⁶⁾). De *ductus sacculo-endolymphaticus* leidt naar het distale einde van den *sacculus*.

Deze is in afb. 5 van mediaal en lateraal weergegeven en sluit zich, wat zijn vorm betreft, aan bij de Sauropsiden, niet bij de zoogdieren. De *sacculus* heeft bij deze laatste klasse op doorsnede een typisch driehoekigen vorm. De eene rechthoekszijde van dezen driehoek draagt de *macula sacculi*, de andere loopt parallel met de basis van den *utriculus*, terwijl de schuine wand zich tegenover de *stapes* bevindt. Bij *Echidna* heeft hij een anderen vorm, de hoekigheid ontbreekt, de doorsnede is min of meer ovaal, zooals bij tal van Sauropsiden. Het vlak van de *macula sacculi* staat min of meer loodrecht op dat van de *macula utriculi*, zooals we dit bij alle vertebraten aantreffen. In verhouding tot den *utriculus* is de *sacculus* klein te noemen, ook is de *macula sacculi* veel kleiner van oppervlakte dan de *macula utriculi*; dit is algemeen het geval. Door de buitengewone grootte der *macula utriculi* treedt het verschil hier meer op den voorgrond. De

macula sacculi bestaat uit een smalle strook zintuigepitheel, die aan den vooronderhoek van het orgaan rechthoekig naar boven gebogen is. Het zintuigepitheel ziet in hoofdzaak naar lateraal; het bredere omhooggerichte maculadeel zet zich in den smallen frontalen sacculuswand voort (zie Afb. 5-b). Het zintuigepitheel van dit gedeelte ziet dus naar achteren. Aan het bovineinde van den sacculus treffen we verschillende doodlopende buisjes aan, die naar achteren gericht zijn en die zich begeven in het omgevende perilymphatische weefsel (Afb. 5). Deze vormsels, zij het van kleiner formaat, komen ook bij andere zoogdieren en bij vogels voor.

Bij *Echidna* is de ductus reuniens een dun buisje, dat niet terminaal in de cochlea uitmondt, geheel in overeenstemming met de bevindingen bij andere zoogdieren. Het z.g. coecum aan het einde van den ductus cochlearis is een voor zoogdieren specifiek vormsel, dat ook bij *Echidna* aangetroffen wordt. In tegenstelling hiermede ontbreekt het bij de krokodillen en vogels, waar de wijde ductus reuniens terminaal in de cochlea uitmondt. De ductus cochlearis vormt een boogvormig gekromde buis, die een lange smalle zintuigplek bevat; in tegenstelling met alle andere zoogdieren is deze niet tot een spiraal gewonden.

Nagenoeg aan het einde is de zakvormige *lagna* door middel van een nauwe verbindingsbuis met den ductus cochlearis verbonden. Deze ligt niet in diens verlengde, doch is sterk afgeknikt en ligt aan de laterale zijde van den top. Deze beide kenmerken, het niet spiralige verloop en de aanwezigheid eener lagna met macula lagenae, onderscheiden het *Monotremenlabyrinth* van dat van alle overige zoogdieren. Tevergeefs heeft men bij deze naar een aanduiding van deze macula gezocht, ook bij de *Marsupialia* is er geen spoor van te ontdekken. De *Monotremata* zijn in zekeren zin de laatste vormen, die



Afb. 5. Model van den linker sacculus, a: van mediaal, b: van lateraal. Maculagebied gestippeld. d.s.e.: ductus sacculo-endolymphaticus; d.r.: ductus reuniens. (vergr. 25 X).

dit orgaan bezitten, dat sinds het optreden van gewervelde dieren in alle klassen blijkbaar zijn biologische rol vervult, om tenslotte bij de zoogdieren geheel te verdwijnen. Het ligt voor de hand een samenhang tusschen den lengtegroei der cochlea, die tot spiralige opwinding leidt, en het verlies der macula lagenae, aan te nemen.

Evenals de booggangen en hun cristae nemen de maculae een vaste positie in de ruimte in, die zich in groote lijn door de geheele vertebratenreeks handhaaft; het zijn positieorganen. De terminale ligging der macula lagenae aan het einde van den ductus cochlearis, zooals we die bij de Sauropsiden aantreffen, waarbij de mogelijkheid van het innemen van een bepaalden stand in de ruimte gewaarborgd blijft, gaat verloren door de spiralige winding van de zich verlengende cochleaire buis. De voorwaarde voor het voortbestaan der macula lagenae als positieorgaan vervalt hierdoor.

Over de positie in de ruimte van de macula lagenae en van het Cortisch orgaan (papilla basilaris) mogen hier enkele opmerkingen volgen. In de gemeenschappelijke ruimte die bij de Sauropsiden deze beide zintuigplekken bevat, is hun onderlinge oppervlakteverhouding zeer uiteenlopend. Wij treffen vormen aan met een zeer kleine papilla basilaris en een vele malen grootere macula lagenae, bij andere zijn beide zintuigplekken nagenoeg even groot; bij krokodillen en vogels wint het Cortisch orgaan het verre in oppervlakte.

In de ontogenie is de macula lagenae ontstaan uit het verbrede onderende van den moederbodem, waaruit de beide zintuigplekken ontstonden. Bij den volwassen vorm is de stand der macula lagenae steeds die van een gekromd vlak met de concaviteit naar lateraal. De lange as der langwerpige zintuigplek kan daarbij van stand wisselen, het zintuigepitheel ziet naar lateraal, naar voren en naar achteren.

Ter toelichting zij verwezen naar afb. 6, die een poging weergeeft een plastischen indruk van den stand in de ruimte van het Cortisch orgaan (papilla basilaris) en de macula lagenae te geven bij enkele Sauropsiden, bij *Echidna* en bij twee zoogdieren.

De beide andere maculae, in utriculus en sacculus, zijn eveneens gebogen, echter in veel geringere mate. Hun positie in de ruimte laat zich daardoor gemakkelijker vereenvoudigen tot een vlak, waarvan het zintuigepitheel in hoofdzaak naar boven ziet (macula utriculi), of, althans in hoofdzaak, naar lateraal (macula sacculi). Door de sterkere kromming der macula lagenae laat zich dit positieorgaan in zijn stand moeilijker weergeven; de bovengegeven omschrijving beantwoordt in wezen aan den toestand, zooals deze bij vergelijkend-

anatomisch onderzoek blijkt te zijn, men vergelijke afb. 6-1, 2, 3, 4, 5.

Het is belangwekkend waar te nemen, dat de macula lagenae bij *Echidna* niet beantwoordt, wat zijn stand betreft, aan de boven gedefinieerde positie der Sauropsiden-macula. Stond daar de lange as min of meer dwars ten opzichte der lengterichting van het Cortisch orgaan (Afb. 6-3, 4, 5), bij *Echidna* ligt de lange as in het verlengde van de hoorzintuigplek en vormt daardoor een spiraalige verlenging van deze laatste. Het gevolg is, dat het zintuigepitheel dezer macula ten deele mediaalwaarts ziet, een toestand, dien wij bij de Sauropsiden niet aantreffen. Dit mediaalwaarts ziende zintuigepitheel vormt een



Afb. 6. De stand in de ruimte van het Cortisch orgaan en de macula lagenae bij eenige Sauropsiden en zoogdieren (zie tekst).

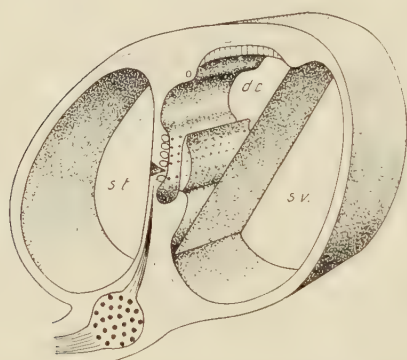
smalle brug tusschen de breedere macula-gedeelten, die naar lateraal, naar voren en naar achteren zien.

De oorspronkelijke opzet bij het vervaardigen van afb. 6, was gelegen in den wensch kennis te nemen van den stand in de ruimte van het Cortisch orgaan. Bij *Echidna* bleek toch de „membrana basialis” niet het grondvlak te zijn van den ductus cochlearis, doch veeleer het dak ervan te vormen. Dit gaf aanleiding ook bij andere vormen het homologe orgaan op zijn ruimtelijke orientatie te onderzoeken *).

*) De figuren werden vervaardigd door projectie der seriebeelden op glasplaten, die later op elkaar gestapeld werden. De grootte-verhoudingen der zintuigplekken onderling kloppen per individu, niet voor de soorten onderling. De stand ten opzichte van de bijgevoegde kop is juist; de grootteverhoudingen der zintuigplekken ten opzichte van de verschillende koppen zijn willekeurig.

Het bleek, dat het orgaan van Corti in het algemeen niet rust op de „membrana basialis”, maar er veeleer *aan hangt*, de „membrana tectoria” is dientengevolge geen *dekmembraan*, doch een vormsel, dat door eigen stevigheid zijn ligging ten opzichte van de haarcellen handhaaft. Bij *Echidna* bevindt zij zich *onder* de haarcellen, bij konijn en kat *hangt* zij recht naar *beneden* of *staat* recht *overeind*, al naar gelang wij ons in het ventrale of dorsale deel eener winding bevinden (Afb. 6-8).

De namen „membrana basialis” en „membrana tectoria” gaan voor *Echidna* alleen op, wanneer het dier op zijn rug ligt. Aangezien dit echter niet de meest biologische stand in de ruimte beteekent, zijn deze namen min of meer misleidend. De gebruikelijke wijze van af-



Afb. 7. Plastische weergave van den ductus cochlearis met omgevende scalae in het dorsale deel van een slakkenhuiswinding. De „membrana tectoria” staat overeind.

beelden van het Cortisch orgaan in de anatomische en mikroskopische leerboeken geeft voedsel aan deze misvatting. De namen zijn ontstaan, omdat men den ductus cochlearis, ingesloten in het slakkenhuis, dat een spiralgige vorm heeft, beschouwde als te hebben een basis en een top, dienovereenkomstig is dan het Corticellen dragende membraan grondvlak van iedere winding, het dekmembraan dan ook inderdaad bedekkend. Aangezien de as van deze spiraal bij geen enkel zoogdier bij normalen stand van den kop vertikaal in den schedel staat, geldt

deze nomenclatuur niet en vooral de gebruikelijke wijze van afbeelden beantwoordt niet aan de werkelijke verhoudingen. Afbeelding 7 is een schema van den ductus cochlearis met de scalae weergegeven in een positie, die ongeveer met de natuurlijke overeenstemt. Dit schema betreft het dorsale gedeelte eener winding. Keeren wij de figuur 180 graden om, waarbij dus de membrana „tectoria” naar beneden hangt, dan beantwoordt het schema aan het ventrale gedeelte eener winding. Men vergelijke in dit verband de beide driehoekjes in afb. 6-8.

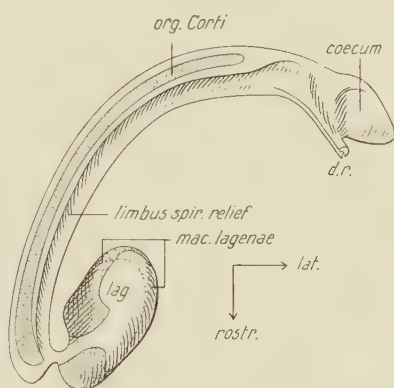
Zooals uit afb. 6 blijkt geldt deze beschouwingswijze ook voor de daar afgebeelde vormen. Behalve bij het bovenste gedeelte van het Cortisch orgaan van de gans, dat inderdaad min of meer op de membrana basialis rust, vinden wij overal elders, dat de membrana basi-

alis den medialen wand vormt, of althans een grooter of kleiner deel uitmaakt van den labyrinthrecessus, die het organon Corti en de macula lagenae bevat. Dit wandgedeelte staat in hoofdzaak vertikaal. De zintuigplekken zien in hoofdzaak naar lateraal. Door de torsie van het zintuigvlak (zie b.v. Afb. 6-3 en 5), is de voorstelling van het lateraal-waarts gericht zijn niet te streng te nemen. Uit een en ander volgt, dat tenslotte ook het Cortisch orgaan min of meer een positieorgaan is, al is het door zijn exteroceptieve functie aan den stand in de ruimte minder streng gebonden dan de overige zintuigplekken van het labyrinth.

Terugkerende naar *Echidna* kan omtrent den *ductus cochlearis* en de daarmee verbonden *lagna* nog het volgende gezegd worden. Op doorsnede is de *ductus cochlearis* driehoekig van vorm, zooals we dat bij alle zoogdieren eveneens aantreffen. Alleen aan den top verandert de vorm, wordt daar veel platter, de *membrana basialis*, evenals het zich in die wand bevindende zintuigepitheel, verbreedt zich, terwijl eveneens de daar tegenover liggende *membrana Reissneri* grooter wordt van oppervlak. Een dwarse doorsnede door den top van de cochlea heeft dientengevolge niet den typischen vorm, die we uit de zoogdieranatomie kennen.

Afb. 8 brengt ons een weergave van het cochleamodel met de *lagna*, die door middel van een zeer nauwe buis met elkaar samenhangen. Bij *Sauropsiden* is deze verbinding steeds veel wijder. Het vlak van de *membrana basialis* maakt een hoek van ongeveer 75 graden naar lateraal met het horizontale vlak. De gleuf aan de binnenzijde van de boogvormige cochleaire buis is het relief, dat de *limbus „spiralis”*, waaraan de *membrana tectoria* bevestigd is, teweegbrengt in het lumen van den *ductus cochlearis*. Naar den top toe vervlakt de *limbus*, gelijktijdig met de bovenbeschreven veranderingen in dit deel der cochlea.

Het aansluitende deel van de *lagna* wordt geheel ingenomen door zintuigepitheel, dat zich voortzet als een smalle band langs de laterale zijde van het zakvormige orgaan, om langs den top en de binnenzijde



Afb. 8. Model van de linker cochlea en lagena van *Echidna*, 12,5 $\times$ vergroot, gezien van voren en van terzijde. Zintuigplekken gestippeld; d.r.: ductus reuniens.

veel breeder te worden. Men lette op de topografische voortzetting van het zintuigepitheel van het Cortisch orgaan en dat van de macula lagenae. Slechts in het gebied der nauwe verbindingsbuis is het zintuigepitheel over korten afstand onderbroken. Tezamen vormen beide zintuigplekken een spiraal van ongeveer $1\frac{1}{2}$ winding. In het omgeknikt zijn der lagena-as en in den vorm der macula lagenae uit zich de door ruimtebeperking teweeggebrachte spiraliseering. Deze zelfde ruimtebeperking leidt bij zoogdieren tot de gewonden cochlea. Echter zijn beide toestanden niet geheel vergelijkbaar. Vooral niet, omdat het terminale zintuigepitheel bij *Echidna* macula-karakter behoudt, verder omdat de spiraliseering hoofdzakelijk het einde der buis betreft en de „winding” in één vlak ligt. De *Echidna*-toestand wijkt dus belangrijk af van bevindingen bij Sauropsiden, eveneens van dien bij zoogdieren. Met de Sauropsiden bestaat de belangrijke overeenkomst in aanwezig zijn van macula-epitheel; met de zoogdieren bestaat de overeenkomst in het gewonden zijn van het terminale zintuigepitheel. Bij de bespreking van de perilymphatische verhoudingen in het *Echidna*-labyrinth komen wij op dit punt nog terug (zie blz. 39).

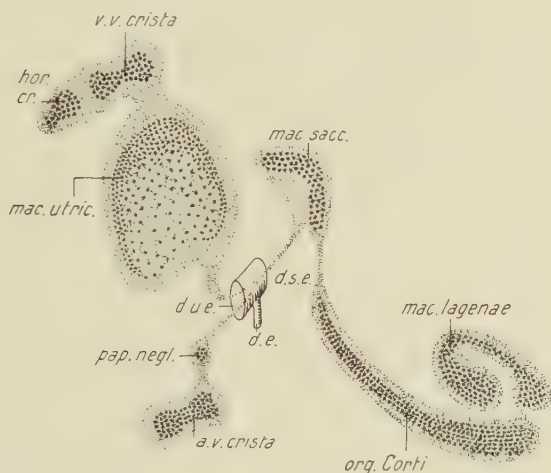
c. ZINTUIGPLEKKEN, FIJNERE BOUW

Zooals het geheele labyrinth met zijn ingewikkelden bouw afkomstig is uit één gehoorblaasje, zoo is ook het epitheel van de zintuigplekken, of het nu een macula, een crista, of het Cortisch orgaan betreft, uit één gemeenschappelijken moederbodem voortgekomen, die in den loop der ontogenie, meestal vrij vroeg, uiteenvalt in de genoemde onderdeelen. Het gehoorblaasje bevat aanvankelijk één zintuigplek, die eerst in twee deelen uiteenvalt, die zich dan elk verder splitsen, om ten slotte het aantal zintuigplekken dat definitief aanwezig is, te doen ontstaan. Bij *Echidna* bedraagt dit getal acht. Uit het voorste deel van de in tweeën uiteengevallen oorspronkelijke zintuigplek ontstaan de macula utriculi, de voorste verticale en de horizontale crista, uit het achterste deel, de macula sacculi, de crista posterior, de papilla neglecta, verder het Cortisch orgaan en de macula lagenae.

In den volwassen toestand is, behalve aan de zenuwverzorging van de betreffende zintuigplekken, aan de z.g. „verbindingsstraten” iets omtrent den bovenvermeldden ontwikkelingsgang af te lezen.

NORRIS⁸⁰⁾ gaf voor *Amblystoma*, WYETH¹¹¹⁾ voor *Sphenodon* en ALEXANDER³⁾ voor *Echidna* afbeeldingen, die dit uiteenvallen illustreeren. Ook na het uiteenvallen blijven sporen van den oorspronkelijken

samenhang bewaard, door strooken van andersoortig epitheel, die de afzonderlijke zintuigplekken met elkaar verbinden. Het epitheel dezer straten is van de omgeving duidelijk af te grenzen, het bevat geen zintuigcellen; op den fijneren bouw dezer epitheelstraten komen wij terug. Werden door de bovenvermelde onderzoekers de zintuigplekken weergegeven *los* van elkaar, maar in genetisch verband, zoo kunnen wij ze nu door de betreffende epitheelstrooken met elkaar verbinden, en daaraan als het ware aflezen, hoe de loslating heeft plaats gehad, en vooral welke zintuigplekken genetisch dicht bij elkaar staan.



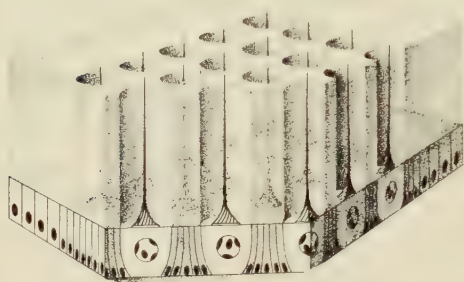
Afb. 9. Schema van de zintuigplekken van *Echidna* met hun randzones en verbindingsstraten. d.e.: ductus endolymphaticus; d.u.e.; d.s.e.: ductus utriculo-endolymphaticus; ductus sacculo-endolymphaticus.

Afb. 9 geeft schematisch de verschillende zintuigplekken weer met hun verbindingsstraten en randzones. De zintuigcellen zijn door zwarte punten weergegeven, die gelijkmatig over het zintuigoppervlak verdeeld zijn, Alleen bij de macula utriculi is dit, evenals bij tal van andere vormen niet het geval. Tusschen de haarcellen bevinden zich cellen, die we eveneens in de randzones verbindingsstraten terugvinden, hoewel eenigszins anders van vorm (zie kleine stippels, fig. 8).

Deze cellen zijn, wanneer zij zich tusschen de zintuigcellen bevinden, niet alleen steunelement, maar tegelijkertijd hebben zij, evenals de cellen in de randzones, een secretorische functie. Het zijn de *dekvormsel leverende elementen* van de verschillende zintuigplekken. De mogelijkheid bestaat, dat zij in den volwassen toestand bij verschillende

vormen deze functie verloren hebben en nog slechts steuncel zijn. In de ontogenie hadden zij echter alle een secretorische functie.

A



B



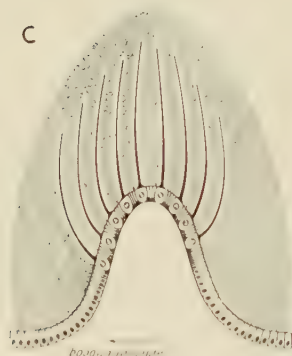
B'



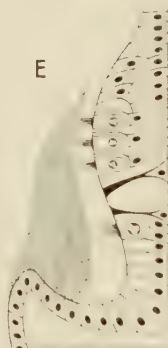
D



C



E



Afb. 10. Schema van den bouw der zintuigplekken met hun dekvormsels. A: grondschem; B: macula met otolithenmembraan en otoconien; B': parallelopipedum-vormige kristallen, die door ombuiging andere kristalvormen nabootsen, zie tekst; C: crista met cupula; D: ontwikkeling der membrana tectoria van het organon Corti; E: volwassen zoogdier membrana „tectoria”, staande langs het organon Corti. (gewijzigd naar DE BURLET).

Dekvormsel leverende cellen noemen we zoowel de cellen op en om de cristae, die de cupula vormen, als de cellen in en om de maculae, die behalve een geleijachtige dekmembraan, ook nog aan de otolithenvorming deel hebben, als de cellen om het Cortisch orgaan, die de membrana tectoria vormen. Hoewel oogenschijnlijk deze dekvormsels, cupula, otolithenmembraan, membrana tectoria, zeer uiteenloopen, zijn zij goed binnen één schema te vatten.

Een poging daartoe stelt afb. 10 voor. In afb. 10A, is het algemeene bouwplan der labyrinthzintuigplekken met hun dekvormingen weergegeven. De groote, vaak breede zintuigcellen reiken veelal door de geheele dikte van het epitheel, daar tusschen bevinden zich elementen, die zich in hun vorm schikken naar de zintuigcellen, die aan alle zijden door hen omgeven worden. Ook zij reiken door de geheele dikte en vormen aan de bovenzijde en aan de onderzijde een stevig grensvlies, waarin openingen voorkomen. Aan de bovenzijde

zijn de openingen rond en vormen de plaats van het vrije uiteinde der zintuigcellen, waarop de haren, gelijkmatig of in een kring, zijn ingeplant. Aan de onderzijde bereiken de zintuigcellen de oppervlakte slechts even, soms ook in het geheel niet, de openingen, die tusschen de basale gedeelten der steuncellen (secretorische cellen) voorkomen, dienen voor het intreden van zenuwvezels. Het homogene vormsel, in welks kanalen de haarbundels der zintuigcellen aangetroffen worden, is een afscheidingsproduct van de cellen, die tusschen de haarcellen gelegen zijn. Het bleek niet mogelijk hierin verschillende typen te onderscheiden, vandaar dat, naar onze meening, steuncellen eveneens secretorische cellen zijn, of althans waren. Aan den rand van het zintuigepitheel blijft het epitheel secretorisch karakter behouden; de cellen nemen hier een prismatischer vorm aan, daar zij niet meer voor de zintuigcellen behoeven uit te wijken. Deze buiten het eigenlijke zintuigepitheel vallende velden zijn van groot belang met het oog op de verankering der dekvormingen.

Afb. 10B, een macula met otolithenmembraan voorstellende, benadert het schema 10A het meest. Tusschen de zintuigcellen bevinden zich de secretorische cellen (steuncellen), die de geleiachtige massa om de haren produceeren. Deze levert in reactie met de endolympe aan haar oppervlakte otoconien, statolithen, die ook in het ontkalkte preparaat nog als kristalvorm herkenbaar zijn.

Afb. 10C stelt schematisch den bouw van het crista-epitheel voor, gezien loodrecht op de as van den kam. Het deel van de crista, dat geen zintuigepitheel draagt, bestaat uit cupulavormende cellen (randgebied). Bij *Echidna* is de geheele rest van het crista-oppervlak er mede bezet (zoogdierachtig), bij vogels en reptielen daarentegen een veel kleiner gedeelte. Doch niet alleen in het randgebied, ook tusschen de haarcellen zien we cupulavormende elementen, die zuiltjes gelei tusschen de haren afscheiden.

Afb. 10D en 10E geven de ontwikkeling van de *membrana tectoria* als product van de cellen, die de zintuigelementen omgeven. Afb. 10D stelt een embryonaal stadium voor, waarin de tectoria-vormende cellen, zoowel tusschen de zintuigcellen als in een breed gebied daarnaast, bij den opbouw van het dekmembraan betrokken zijn. In 10E, een volwassen zoogdier-stadium, is de *membrana tectoria* alleen nog zijdelings, aan den limbus spiralis, bevestigd. Bij vogels zien we min of meer een tusschenstadium van 10D en 10E; daar is de *membrana tectoria*, ook in den volwassen toestand nog bevestigd aan cellen van het Cortisch orgaan, die tusschen de haarcellen gelegen zijn, verderop, als bij de zoogdieren, aan den limbus.

Of de membrana tectoria bij zoogdieren ook tusschen de haarcellen bevestigd blijft is een strijdpunt, dat niet beslecht is. Op grond van de overweging, dat de membrana tectoria, òf hangt, òf recht overeind staat, (Afb. 6-8), lijkt de opvatting, dat zij ook bij zoogdieren verankerd zou blijven, aannemelijk. In het gefixeerde zoogdierlabyrinth vindt men de membrana tectoria vaak aan den limbus omgeslagen, bij vogels is dit niet het geval; zij leunt daar tegen het zintuigepitheel. De omgeslagen stand der membrana tectoria bij zoogdieren zou eventueel toe te schrijven zijn aan de sterkere schrompeling van den langeren



Afb. 11. Microfoto van ontkalkte kristallen op de macula utriculi van *Turdus musicus*, die het verschijnsel der omgerolde hoeken vertoonen, (vergr. 340 $\times$).

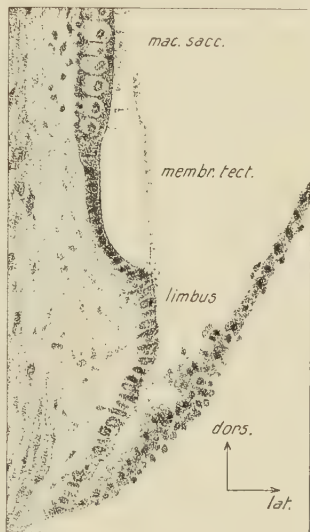
peripheren rand van het spiralige orgaan, waarbij het vanzelf tot een opheffing komt. De kans hiertoe is bij de zooveel kortere en rechtere vogelcochlea zeker veel geringer.

Tenslotte nog een opmerking over 10B'. Boven op de geleimassa van de maculae liggen de *statolithen*, die door fixatie en ontkalking in de verschillende seriën een karakteristieken vorm hebben gekregen. Door het ontkalken is uit deze kristallen de anorganische stof verdwenen, en alleen het organische materiaal overgebleven. De kristallen hadden den vorm van een parallelopipedum en zijn zeer vlak. Na ontkalken rollen om twee parallelle assen gedeelten van tegenover elkaar liggende hoeken om, zooals in afb. 10B' is weergegeven, waardoor

schijnbaar een andere veelhoekigere kristalvorm ontstaat. Het niet onderkennen van dit oprollingsproces heeft tot een andere interpretatie van den kristalvorm geleid (SCHWALBE 1892, HERZOG 1925). RETZIUS, in „Gehörorgan der Wirbelthiere”, Tl. II, 1884, beeldt bij de kat de omgevouwen kristallen af (plaat XXIX), zonder op de beteekenis in te gaan. Bij alle Sauropsiden, vooral bij de vogels (zie Afb. 11), en bij alle zoogdieren, eveneens bij Homo, werden dergelijke opgerolde organische kristalresten aangetroffen. Afb. 11 is een mikrofoto van organische kristalresten op de macula utriculi van *Turdus musicus*, die dit verschijnsel duidelijk toonen. De grootte der kristallen is zeer uiteenlopend. De heel kleine zijn nog niet opgerold en hebben dienovereenkomstig nog den parallelipedumvorm. De grootere statolithen liggen voornamelijk aan de randen der maculae, vooral is dit duidelijk bij de macula utriculi, waar ook ter plaatse het zintuigepitheel het dichtst en de innervatie het rijkst is.

Bij *Echidna* werden op de macula sacculi en op de macula lagenae gevouwen kristalresten gevonden, echter niet op de macula utriculi.

Terugkeerende tot de afbeelding van de zintuigplekken met hun randzones en verbindingsstraten kan nog het volgende opgemerkt worden. De dekvormsel-produceerende cellen bevinden zich om alle zintuigplekken, zelfs tot op flinken afstand ervan, zoodat de aanhechtingsplaats van het dekvormsel zich ver uitstrekken kan van het zintuigepitheel. Zooals boven uiteengezet geldt dit vooral voor de membrana tectoria. Bij *Echidna* zet zich deze aanhechtingsplaats, de *limbus „spiralis”*, in den ductus reuniens voort tot in den sacculus, zoodat we in het caudale deel hiervan een *limbus* aantreffen met een membrana tectoria, staande langs het caudale deel van de macula sacculi, die terplaatse geen statolithenmembraan heeft (Afb. 12). Het overgangskarakter van dit deel der sacculusmacula tusschen het Cortisch orgaan eenerzijds en het overige deel dezer macula anderzijds komt hier wel op treffende wijze tot uiting.



Afb. 12. *Limbus spiralis* in het caudale deel van den sacculus met omhooggerichte membrana „tectoria”, die tot aan de zintuigcellen van de macula sacculi reikt. Vlokken in den tegenoverliggenden sacculuswand.

De zich in den ductus reuriens voortzettende limbus vormt de verbindingsstraat tusschen het caudale deel der sacculusmacula en het begin van het Cortisch orgaan.

Aan het andere einde van het Cortisch orgaan vervlakt zich de limbus „spiralis” ter plaatse, waar de dunne verbindingsbuis met de lagena optreedt. Helaas is hierin de limbus niet te vervolgen, een verhoogd epitheel vormt den overgang naar de macula lagenae, waarvan de uitbreiding in Afb. 9 is aangegeven.

In den ductus utriculo-endolymphaticus, bevindt zich het verbindingspunt van de „voorste” groep zintuigplekken, macula utriculi, crista anterior en crista horizontalis, met de „achterste” groep, macula sacculi, Cortisch orgaan, macula lagenae, papilla neglecta en crista posterior. Dit verbindingspunt zal in het algemeen in, of nabij den ductus utriculo-endolymphaticus aangetroffen worden. Toen ontogenetisch, bij de verdeeling van den otosaccus in de verschillende afdeelingen, ook het zintuigepitheel zich dienovereenkomstig splitste, bleef noodzakelijkerwijze het zich vernauwende verbindingssysteem dezer afdeelingen, drager der verbindingsstraat tusschen de verdeelde zintuigplek. In dit verband is het belangwekkend, dat bij *Petromyzon* in den ductus endolymphaticus een zintuigplek wordt aangetroffen, misschien is dit ook bij *Sphenodon* het geval.

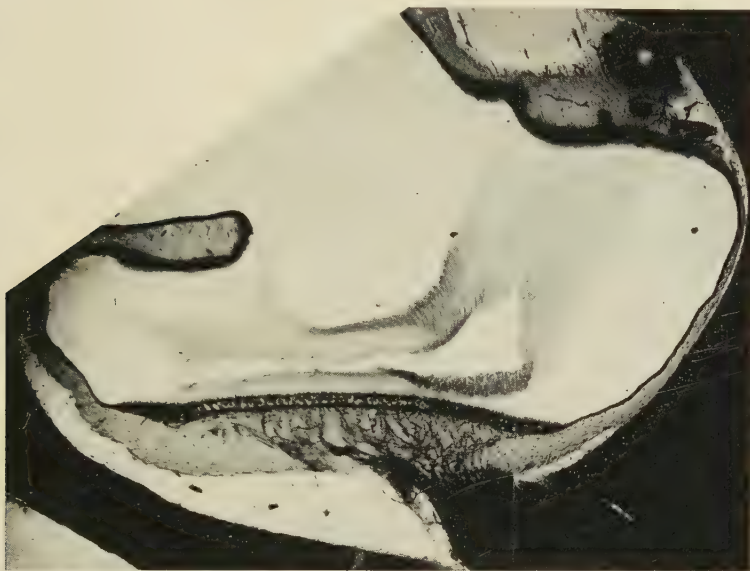
Vanaf de inmonding van den ductus utriculo-endolymphaticus in den utriculus laat zich een epitheelstraat vervolgen, die langs de papilla neglecta leidt naar de crista posterior. Vanaf dezelfde plaats verloopt naar voren de verbindingsstraat naar het complex utriculusmacula met de beide voorste cristae.

Wij zien, hoe de voorste vertikale crista samenhangt met de macula utriculi en met de horizontale crista. Deze laatste hangt bij *Echidna* en bij vele andere vormen *niet* samen met de macula utriculi, maar heeft alleen een verbindingsstraat met de crista anterior. Hier toont de volwassen toestand den genetische samenhang der beide cristae. De horizontale crista, heeft zich afgesplitst van de voorste vertikale en wel nadat het zintuigmateriaal, dat de beide voorste cristae levert, zich afscheidde van het materiaal, dat tot macula utriculi werd ¹⁹⁾.

In het verbindingsgebied tusschen het vooreinde van de macula utriculi en de voorste vertikale crista, dat zich bevindt in den reus van den utriculus en aldaar overgaat op de voorste ampul, treffen we cellen aan, die een product leveren, dat in het gefixeerde preparaat zich als fijne draden voordoet. Dit *dradensysteem* vult de geheele *voorste utriculusbocht* op en dient ter bevestiging van het vooreinde van het utri-

culus-otolithenmembraan. Bij Sauropsiden, vooral bij vogels, is het duidelijk; ook bij zoogdieren is het waargenomen ¹¹⁾, ⁷⁰⁾. Veelal zal onvoldoende fixatie dit subtiële vormsel doen verloren gaan; bij *Echidna* is het, hoewel in geschrompelden en deels losgelaten staat, te herkennen. Op afb. 13 zien we dit dradensysteem bij *Anser* zeer duidelijk aanwezig en overgaande in het otolithenmembraan

Extra zintuigplekken met hun dekvormingen, als individueele variant, of regelmatig bij sommige vormen optredend, zullen altijd in de epi-

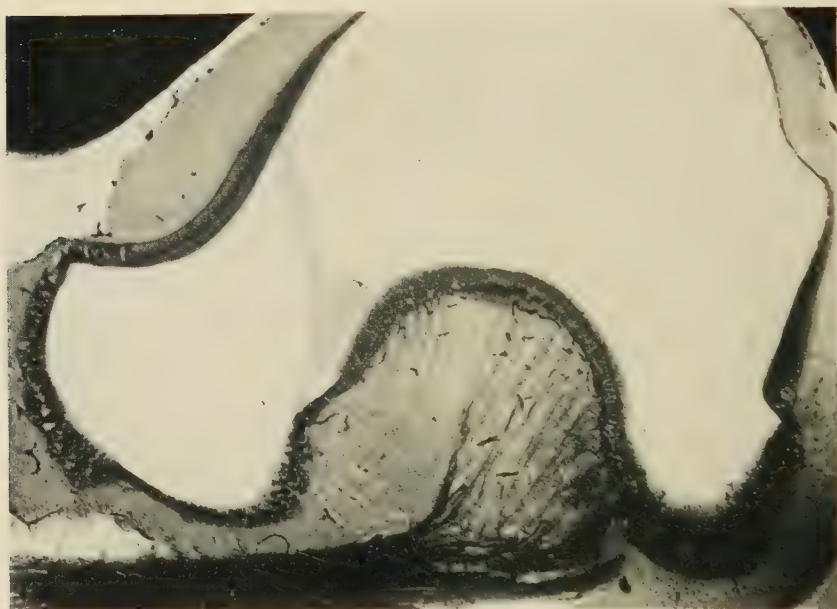


Afb. 13. Verankering van het otolithenmembraan aan den dorsalen wand van de voorste bocht van den utriculus. (ANSER, 47 $\times$).

theelstraten gelegen zijn, Zoo vinden we de papilla neglecta, die in het algemeen bij zoogdieren ontbreekt, *wanneer* zij optreedt, in de epitheelstraat tusschen de inmonding van den ductus utriculo-endolymphaticus en de crista posterior. Tot de uitzonderingen behoort *Echidna*, die deze zintuigplek als een inderdaad promineerende papil op den utriculus-bodem, naar mediaal ziende, vertoont; ook bij volwassen mol en eekhoorn is zij aanwezig ¹⁷⁾. Ook de door ALEXANDER ³⁾ beschreven eilandjes van zintuigepitheel in den ductus utriculo-endolymphaticus, nabij de inmonding in den utriculus, bij ontwikkelingsstadia van *Echidna*, liggen zeer waarschijnlijk in de genoemde epitheelstrooken; de overvallige

zintuigplek van cristakarakter, die eveneens bij *Echidna* aangetroffen werd ²⁰), lag in de verbindingsstraat tusschen de beide voorste cristae.

Over den bouw der *cristae* bij *Echidna*, vergeleken met Sauropsiden en Mammalia, valt het volgende te vermelden. Bij de vertikale booggangen staat de kam loodrecht op het booggangsvlak, bij de horizontale booggang loopt zij min of meer evenwijdig aan dit vlak. Deze positieverhoudingen zijn gewoon en komen in het algemeen bij vertebraten



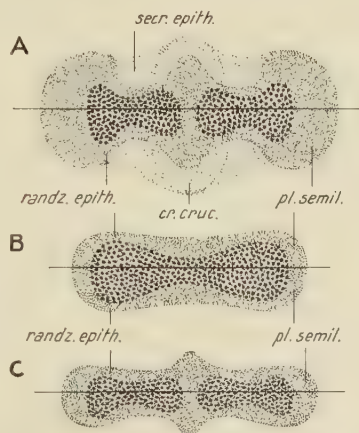
Afb. 14. Schuine doorsnede door het midden van de voorste vertikale crista van ANSER. Midden op de crista treft men hetzelfde epitheel aan als op de plana semilunata. (zie ook Afb. 15-A). Men lette op de volledig in tweeën gedeelde innervatie van de beide helften van het crista-epitheel.

voor. De crista van de horizontale booggang is kleiner dan de beide andere, draagt minder zintuigepitheel ¹⁹); ook de ampulinhoud is geringer. De kam die het zintuigepitheel draagt, heeft aan beide zijden een steile helling, anders gezegd, de crista heeft een smallen voet. Bij Sauropsiden is de voet breeder, de helling minder steil en convex naar het lumen gebogen; de kamhoogte is daardoor minder scherp. Bij zoogdieren is de toestand in het algemeen op dien van *Echidna* gelijkend.

Het zintuigepitheel bekleedt niet de geheele helling tot aan den voet, aan de booggangszijde reikt het verder naar beneden dan aan de utriculaire helling (Afb. 10C). Bij de cristae der verticale booggangen is het zintuigepitheel het smalst in het midden, bij de crista van de horizontale booggang het smalst naar de zijde, die van de crista anterior is afgewend (Afb. 9). De rest van de helling is bezet met cupula-vormende cellen (Afb. 10C), waarmee de cupula verbonden blijft. Dit veld zet zich voort om de beide crista-uiteinden, waar het een planum semilunatum vormt. Ook dit dient ter verankering der cupula (Afb. 14). Het verdient de aandacht, dat aan de afgewende zijde der horizontale crista, waar het zintuigepitheelgebied smal is, ook het planum semilunatum ontbreekt, of althans tot een zeer smalle strook is beperkt (Afb. 9). De cupulae zijn in de verticale ampullen dientengevolge veel steviger verankerd dan in de horizontale ampul. Ten eerste bevindt zich daar aan beide zijden een planum semilunatum, bovendien is in het midden der crista aan beide zijden der helling, een breder bevestigingsveld aanwezig.

Bij tal van vertebraten zijn deze middelste bevestigingsvelden over den kam heen met elkaar verbonden, zoodat het zintuigepitheel in twee velden uiteenvalt (Afb. 15A en C). Bij *Echidna* is dit niet het geval, al is het verbindingsgebied van het zintuigepitheel slechts smal *). Deze bevinding stemt overeen

met wat wij bij de meeste zoogdieren aantreffen, al komt ook daar bij enkele vormen een volkomen scheiding van het zintuigepitheel op de verticale cristae voor (vleermuis, muis?, hond, kat, bij uitzondering bij *Homo*). Geregeld treffen we deze scheiding bij Sauropsiden aan; de bevestigingsvelden voor de cupulae zijn daar vergroot tot uitsteeksels, die loodrecht op de richting der cristae geplaatst zijn, „*cristae cruciatae*”. Volgens deze opvatting zou de zin dezer vormsels dus gelegen zijn in een steviger verankering der cupulae. Er zij hier nogmaals aan herinnerd,



Afb. 15. Schemata van het in één vlak uitgebreide zintuigepitheel met omgevend cupula-vormend epitheel van de verticale cristae van A: Anser; B: *Echidna*; C: *Canis*.; pl.semil.: plana semilunata; cr.cruc.: crista cruciata.

*) Weliswaar beschrijft ALEXANDER bij embryonen van *Echidna* de aanduiding van een crista cruciata, in ons volwassen materiaal konden wij deze vondst niet bevestigen.

dat ook bij Sauropsiden in de horizontale ampul het septum cruciatum nooit werd gevonden.

In Afb. 15 is de uitbreiding van het zintuigepitheel met het daarbij behorende cupulavormende epitheel voor verschillende vormen schematisch weergegeven. Uit 15A blijkt, ten eerste, dat de zintuigvelden gescheiden zijn, ten tweede, dat de uitsteeksels, loodrecht op de crista, niet in hun geheel met cupulavormend materiaal zijn bedekt, evenmin als het totale oppervlak der cristahellingen, ten derde, dat daarnaast op den ampulbodem een ander soort secretorisch epitheel gevonden wordt, dat aan de cupulavorming geen deel heeft. Bij *Echidna* en bij *Canis* (15B en C) is het planum semilunatum veel smaller dan bij de vogels, de geheele configuratie bij het crista-schema van *Canis* herinnert meer aan dat van Sauropsiden, dan het schema van *Echidna*.

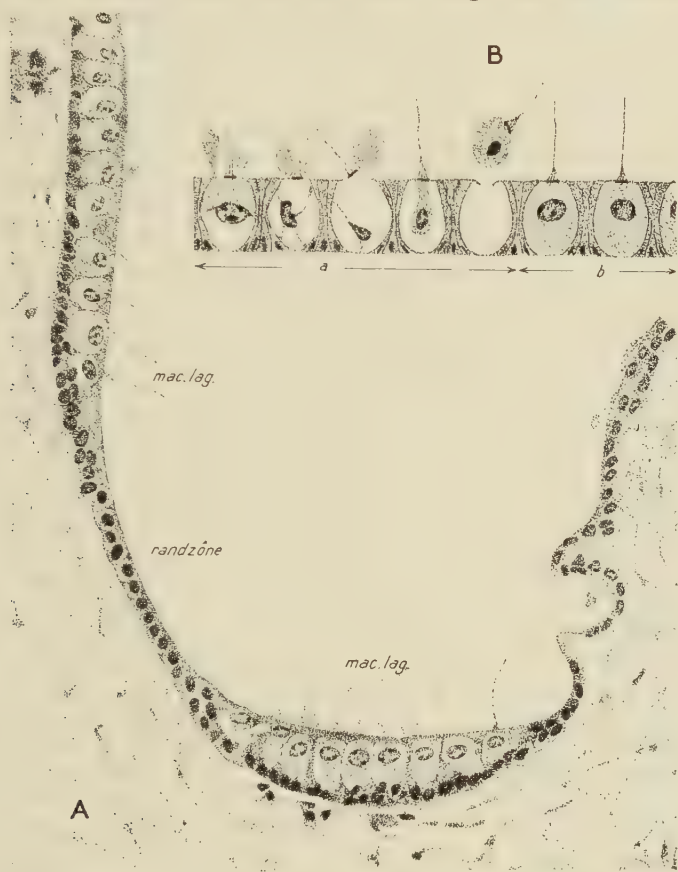
Als wandbestanddelen van de omgeving van het zintuigepitheel onderscheidde wij hierboven het cupulavormende epitheel van het secerneerende epitheel. Dit laatste, ook beschreven als bestaande uit „Besenreiserzellen”, is inderdaad vaak gekenmerkt door een basale streeping der cellen. Het komt niet alleen in de nabijheid van de cristae, doch ook in den utriculuswand voor. Bij *Echidna* vinden wij deze elementen vooral in het dak van den utriculus. De meening van GUILD⁴⁶), als zouden deze cellen mede de endolymphe produceeren, verdient nader onderzoek.

Over den bouw der *maculae* bij *Echidna* kunnen wij kort zijn en verwijzen naar de schematische figuur 10B, daar de bevindingen bij *Echidna* hieraan vrijwel beantwoorden. Omtrent de *macula utriculi* werd reeds vermeld, dat zij door ongewone grootte uitmunt, haar voorrand en mediale rand zijn opgewipt, de laterale slip zet zich in den „recessus” voort. Haar stand is niet geheel horizontaal, doch naar mediaal licht omhoog loopend. De verdeeling der zintuigcellen over het maculaoppervlak is niet gelijkmatig; de randgebieden bevatten veel meer van deze elementen dan het centrale gedeelte. De vertakkingswijze der zenuw is hiermede in overeenstemming. Over het otolithenmembraan en zijn bevestiging aan randzones en in de voorbocht van den utriculus werd boven reeds gesproken (pag. 24 en 28); ook werd vermeld, dat de statolithen bij *Echidna* hier niet werden gevonden.

De *macula sacculi* heeft den vorm van een smalle strook, die aan den vooronderhoek rechthoekig omgebogen is (Afb. 5). De zintuigcellen zijn gelijkmatig verdeeld en zien in hoofdzaak lateraalwaarts. Het otolithenmembraan bedekt de geheele macula met uitzondering van het gedeelte, dat in de nabijheid van den ductus reuniens ligt. Hier begint

reeds, zooals boven vermeld werd, de limbus „spiralis”, waaraan ook in den sacculus een membrana tectoria bevestigd is (Afb. 12). In het otolithenmembraan werden statolithen aangetroffen, die het karakteristieke oprollingsproces vertoonden; hun grootte is uiteenlopend.

De *macula lagenae* loopt als een band langs den binnenomtrek der



Afb. 16. A: Zintuigepitheel der macula lagenae op twee plaatsen getroffen. B-a: schema van het maculaepitheel met geschrumpelde zintuigcellen; B-b: schema met goed gefixeerde zintuigcellen.

lagena. Zij begint als breed veld bij de nauwe verbindingsbuis met den ductus cochlearis, is smal in den lateralen wand, vervolgens weer breed in haar eindgebied aan den medialen wand (Afb. 8). Zooals boven reeds opgemerkt is (pag. 19), is haar positie niet zonder meer vergelijkbaar met die der Sauropsiden, zij stemt echter hiermee overeen in zooverre het zintuigepitheel in hoofdzaak lateraalwaarts ziet.

Het mikroskopische beeld van het macula-epitheel is in één en dezelfde serie plaatselijk vrij sterk uiteenlopend, zelfs op verschillende gedeelten van eenzelfde macula komen plaatselijke verschillen voor. Daar waar o.i. de *fixatie* goed is geslaagd, komen tusschen de zintuigcellen en de steun-(secretorische)cellen geen spleten voor, spleten, die door verschillende auteurs als normaal verschijnsel, als lympheruimten of iets dergelijks werden beschouwd. Een dergelijk voorbeeld toont ons afb. 16A. De zintuigcellen met hun groote kernen zijn vrij breed, de kernen der steuncellen liggen basaal. Aan de oppervlakte tusschen de haarbundels komen verschillende bolvormige lichamen voor. Het zijn uitstootingsproducten van daar ter plaatse geschrompelde zintuigcellen. Is de schrompeling sterker, dan vindt men aan de oppervlakte talrijke dergelijke bollen en tusschen de zintuigcellen en steuncellen wijde kloven en spleten. Ook de kernvorm der zintuigcellen wordt hierdoor beïnvloed. Het lot dezer cellen is schematisch in Afb. 16B-a weergegeven, terwijl het aansluitende gedeelte (16B-b) den normalen toestand weergeeft. Bij Afb. 16B-a is de plaats van het celprotoplasma leeg, de kern aan eenige protoplasma draadjes verbonden, zweeft in het midden of aan den rand der zoo ontstane ruimte, de celinhoud is uitgestooten en ligt als „kogels” tusschen de haarbundels. Soms treedt ook het geheele protoplasma met kern en oppervlakteplaatje, waarop de haren zijn ingeplant, naar buiten, en kan daarbij in avontuurlijke liggingsafwijkingen geraken. De omgevende steuncellen veranderen niet van vorm, en handhaven daarmede de ruimte, die eens de zintuigcel bevatte. Hierop berust, dat men in zoo menig onvoldoende gefixeerd zintuigepitheel lichte vlekken aantreft.

d. HET ORGANON CORTI

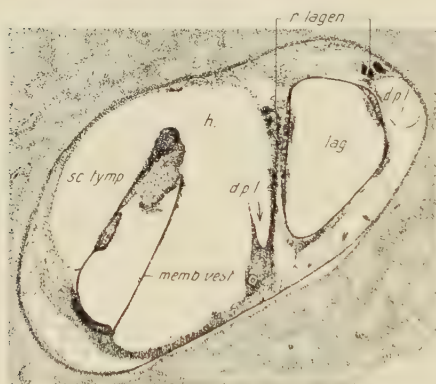
Alvorens op den fijneren bouw van het zintuigepitheel in te gaan, zij eerst een en ander over den wand van den ductus cochlearis medegedeeld. Als bij de zoogdieren onderscheiden wij een „basalen” wand, waaraan het organon Corti hangt, daartegenover de membrana Reissneri (membrana vestibularis), tenslotte de naar het periost gekeerde wand, die in hoofdzaak uit de stria vascularis bestaat. De „basale” wand grenst aan de scala tympani, de membrana vestibularis aan de scala vestibuli. In Afb. 17 zijn een viertal doorsneden door den top van de cochlea, de lagena en het omgevende perilymphatische systeem afgebeeld, terwijl Afb. 18 het beeld der zintuigplekken in diezelfde doorsneden bij sterkere vergrooting weergeeft. In Afb. 21 is de ligging van deze doorsneden door de lijnen 1, 2, 3 en 4 aangeduid.

Van de *stria vascularis* is alleen te vermelden, dat zij aanwezig is; zij vormt een éénlagig epitheel, dat den uitzonderlijken toestand vertoont dat tusschen de epitheelcellen capillairen verlopen. *Echidna* gedraagt zich dus hier geheel als zoogdier; bij *Sauropsiden* komt de *stria vascularis* niet voor. In het gebied der *prominentia „spiralis”*, die zich bij de *stria vascularis* aansluit, kon het door IWATA ⁶⁰⁾ bij verschillende zoogdieren beschreven „wortelepitheel” niet worden gevonden.

De *membrana Reissneri* (*membrana vestibularis*) doet op den eersten aanblik geheel aan die van zoogdieren denken, het is een vlies, dat de afgrenzing tegenover de *scala vestibuli* vormt. Bij nader toezien blijkt het epitheel aan de endolymphatische zijde uit vlokke cellen te bestaan (Afb. 19), althans niet uit platte cellen. Aan de perilymphatische zijde vertakken zich enkele bloedvaten. Deze waarnemingen vormen een bevestiging van de bevindingen van PRITCHARD ⁸⁵⁾, die het overeenkomstige bij *Ornithorhynchus* waarnam en dezen toestand, o.i. terecht, als herinnerend aan dien bij *Sauropsiden*, vooral vogels en krokodillen, beschouwde.

Wenden wij ons tenslotte tot den wand, die het zintuigepitheel draagt. In Afb. 17-4 is hij kort, smal op doorsnede; in verder proximaalwaarts liggende coupes wordt hij nog smaller. Hij is bevestigd aan een stevig bindweefselschot, dat de *scalae* scheidt, de brug voor den afvoer van zenuwdraden vormt en aan zijn verbrede basis het ganglion „*spirale cochleae*” bevat. Het stemt overeen met de *lamina spiralis ossea* der zoogdieren, bevat echter geen beenweefsel, evenmin als bij vogels en krokodillen. Desalniettemin herinnert het doorsnedebeeld van Afb. 17-4 sterk aan dat der zoogdieren. Behalve het genoemde verschil treft ons, dat het kaliber der *scalae* zoo sterk uiteenloopt, ten voordeele van de *scala vestibuli*; PRITCHARD ⁸⁵⁾ nam bij *Ornithorhynchus* hetzelfde waar. Aan de zijde van den *ductus cochlearis* zet het bindweefselschot zich als *limbus „spiralis”* voort. Deze is de drager van de *membrana tectoria* die in afb. 17-3 en 4 in den aangetroffen omgeklapt toestand is weergegeven, in de overeenkomstige afbeelding 18-3 en 4 in vermoedelijk natuurlijker stand. In het overgangsgebied naar de *lagna* verdwijnt de *limbus* (Afb. 17-2 en 1).

Wat het zintuigepitheel betreft, zoo herinnert afb. 18-4 ons het meest aan het *Cortisch orgaan* der zoogdieren, zooals ook de geheele *ductus cochlearis* in dit meer proximale deel zoogdierachtig aandoet. Toch blijkt bij nader toezien, dat belangrijke verschilpunten op te merken zijn. Deze betreffen in de eerste plaats de rangschikking van

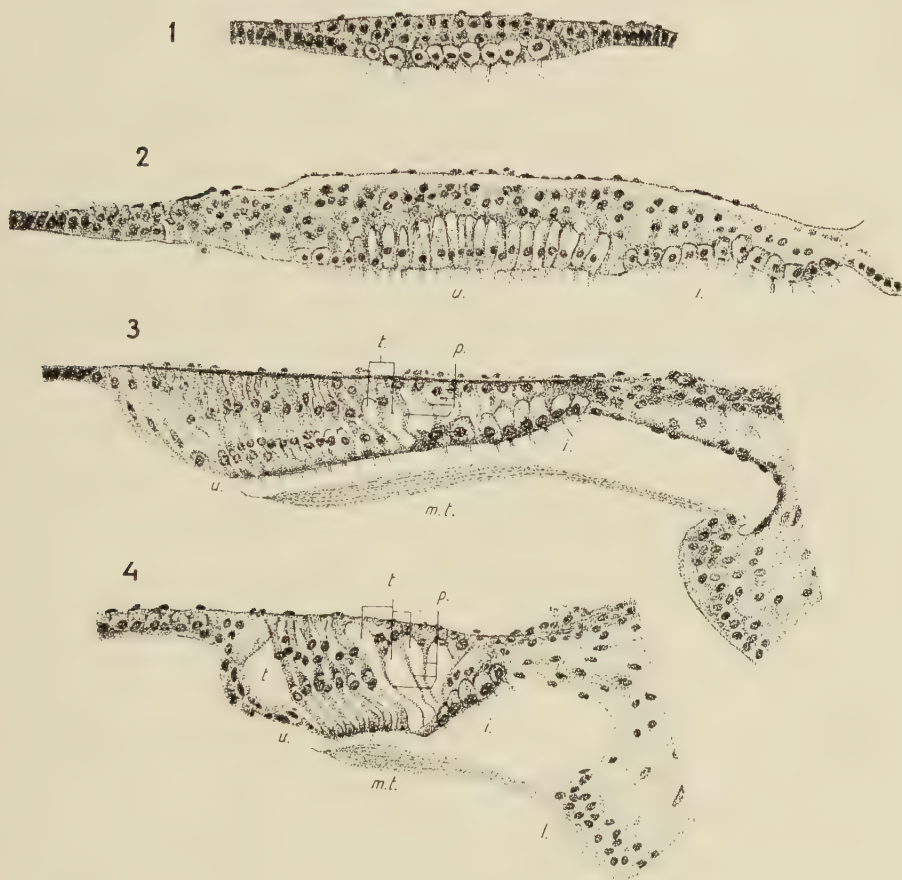


de zintuigcellen in rijen en wel is het aantal rijen hier groter dan bij de zoogdieren. Voor Proechidna werd door KOLMER⁷¹⁾ reeds een groot aantal uitwendige haarcellen beschreven, zie verder¹⁷⁾, pag. 1362.

Vergelijkt men den vorm der „hoorzintuigplek”, bij verschillende vormen (Afb. 6), zoo blijkt in het algemeen een tendentie in de richting van een strekking in de lengte van dit orgaan zich te manifesteren. Het verst is deze bij de gewonden zoogdiercochlea doorgevoerd. De strekking leidt tegelijkertijd tot een versmalling; bij de zoogdieren treffen wij vier à vijf rijen uitwendige, gewoonlijk slechts één rij inwendige haarcellen aan. Bij de Sauropsiden, die een goed ontwikkeld Cortisch orgaan hebben, d.w.z. bij krokodillen en vogels, is het aantal rijen aanmerkelijk groter, getallen van omstreeks dertig rijen vormen geen uitzondering, waarbij een differentiatie in uitwendige en inwendige haarcellen nog niet heeft plaats gehad.

Afb. 17. Vier doorsneden door den top van den linker ductus cochlearis, de lagena en het omgevende perilympathische weefsel. Voor de topographie raadplege men de lijnen 1, 2, 3 en 4 in Afb. 22. *: verbinding tusschen ductus cochlearis en lagena; m.bas.: membrana basilaris; h.: helicotrema; d.p.l.: ductus perilympathicus lagenae; r. lagen.: ramus lagenaris; r. cochl.: ramus cochlearis; s.v.: stria vascularis.

Wij moesten ons deze excursie veroorlooven om relief te geven aan de bevindingen bij *Echidna*. Hier kunnen wel in- en uitwendige haarcellen onderscheiden worden, vrijwel over de geheele lengte van het orgaan. Het aantal rijen inwendige haarcellen bedraagt meer proximaal



Afb. 18 De cochleaire zintuigplekken in de vier doorsneden van Afb. 17 op overeenkomstige wijze gerangschikt, echter niet in overeenkomstigen stand. l.: limbus „spiralis”; m.t.: membrana tectoria; in het preparaat naar beneden omgeslagen (Afb. 17-3 en 4), hier teruggeklapt; i.; u.: inwendige- en uitwendige haarcellen; t.: tunnels; p.: pijlercellen.

vier à vijf, naar den top neemt het aantal toe tot tien à twaalf. Uitwendige haarcellen worden in zes à zeven rijen aangetroffen in het proximale $\frac{2}{3}$ deel van den ductus cochlearis, ook hier is in het topgedeelte het aantal rijen toegenomen tot ongeveer twintig. In dit opzicht heeft het proximale gedeelte een meer uitgesproken zoogdier-

karakter, het distale gedeelte doet meer aan Sauropsiden denken. Hetzelfde geldt, wat betreft de tunnelvorming; bij zoogdieren zijn

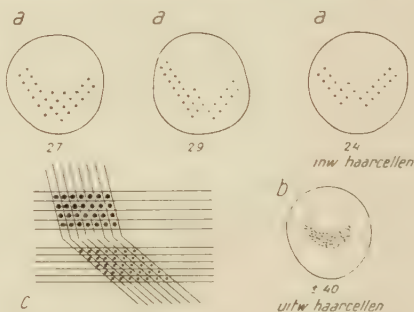


Afb. 19. Membrana vestibularis (REISSNER) met vlokking epitheel aan de endolymphatische zijde (in de figuur boven).

slechts twee uitgesproken pijlcellen en twee à drie tunnelruimten te onderscheiden. Bij vogels en krokodillen is de differentiatie van steuncellen nog niet, of

slechts ten deele tot stand gekomen, tunnels zijn hoogstens als smalle spleten daartusschen te herkennen. Echidna neemt ook hier een tussenpositie in. In het proximale deel van den ductus cochlearis kan men drie à vier rijen van steuncellen als pijlcellen benoemen (Afb. 18-4), de daartusschen aanwezige spleten herinneren aan den zoogdiertunnel. Verder distaal worden deze minder karakteristiek (Afb. 18-3), om tenslotte in het ongedifferentieerde steunweefsel over te gaan (Afb. 18-2).

Het karakter der inwendige haarcellen is in het algemeen en ook hier verschillend van dat der uitwendige. De inwendige doen meer aan maculacellen denken en vormen bij Echidna tevens de distale begrenzing van het zintuigepitheel (Afb. 18-1). De haarbundels zijn hier ook anders ingeplant, zijn langer en minder talrijk dan op de dichter bezette uitwendige haarcellen. Een oppervlaktebeeld van eenige inwendige haarcellen vertoont de *inplantingswijze der haren* (Afb. 20), waarvan het aantal in de drie onder



Afb. 20. Oppervlaktebeeld van de inwendige- en uitwendige haarcellen. 20-a: drie inwendige haarcellen met resp. 27, 29 en 24 haren; 20-b: uitwendige haareel met sikkelvormig inplantingsveld der haren; 20-c: rangschikking der in- en uitwendige haarcellen in lengterijen en schuine radiaire rijen.

a afgebeelde exemplaren 24, 27 en 29 bedroeg. De vorm van het veld, waarover zij zijn verdeeld, doet aan een W denken. Naar de as van de cochlea toe is de W open, evenals HELD⁵²⁾ voor Homo en Cavia waarnam. De uitwendige haarcellen zijn op een sikkelvormig veld ingeplant, dat met de concave zijde naar buiten gekromd is. Het oppervlak dezer cellen is in afb. 20-b weergegeven. Het aantal haren, dat hierop ingeplant is, was niet nauwkeurig te tellen, maar bedroeg ongeveer 40. De haren hebben een ander karakter dan op de maculae. Op de laatste zijn zij veel

langer en om elkaar heengedraaid, tot een langen bundel (Afb. 10A); op de zintuigcellen van het organon Corti staan daarentegen alle haren afzonderlijk en maken een veel stuggeren indruk. Bij de inwendige haarcellen zijn zij alle even lang en hebben een verdikking aan het uiteinde, bij de uitwendige zijn misschien de buitenste langer; van een „knotsvorm” werd niets waargenomen, tevens zijn zij dunner. In velerlei opzicht overeenkomstige afbeeldingen gaf HELD voor Homo en Cavia. De aantallen zijn daar in het algemeen groter, de inplantingswijze toont groote gelijkenis.

Tenslotte nog een woord over de rangschikking der haarcellen. Behalve over lengterijen van haarcellen waarvan boven sprake was, kan men ook over radiaire rijen spreken. Deze zijn schuin op de as gericht en vertoonen een knik bij de overgangsplaat van inwendige in uitwendige haarcellen (Afb. 20-c).

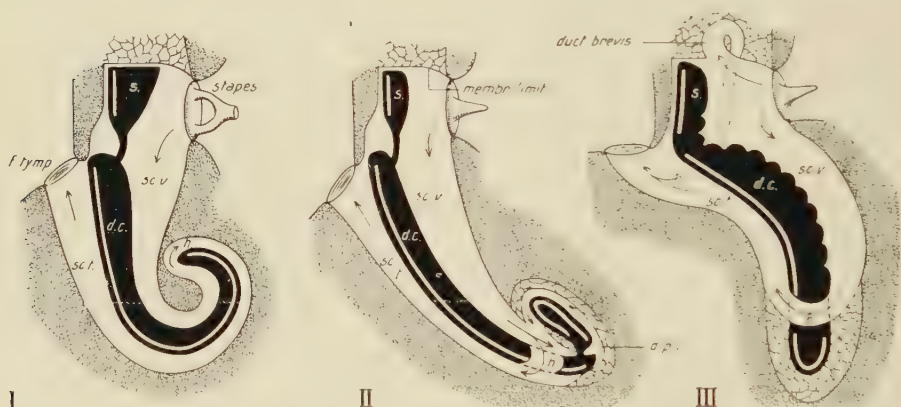
Het ligt voor de hand zich af te vragen, wat de zin mag zijn van de *strekkingstendentie* van de „hoorzintuigplek” in de phylogenie, die met het verminderen in aantal der lengterijen van zintuigcellen gepaard gaat. Uitgaande van den gedachtengang, dat de verlenging der zintuigplek ook tot een verlenging der membrana basialis leidt, is hierin de mogelijkheid gegeven, een grooter aantal snaren in deze laatste onder te brengen. Elke snaar komt daardoor tot een steeds geringer aantal zintuigcellen in betrekking. De evolutie van deze zintuigplek zou dus leiden van een toestand, waar relatief weinig snaren, elk in betrekking tot een groot aantal zintuigcellen (in talrijke lengterijen) staan, tot een toestand, waar veel snaren, elk weinig zintuigcellen (in weinig lengterijen) dragen. Dat hiermede een verfijning van het acustisch waarnemingsvermogen gepaard zal gaan, een verhoogd onderscheidingsvermogen voor toonhoogten b.v., is aannemelijk en te verwachten.

Overzien wij de cochleaire zintuigplek in haar geheel, dan kunnen wij vaststellen, dat het zoogdierkarakter met betrekkelijk weinig rijen van zintuigcellen in het proximale $\frac{2}{3}$ gedeelte domineert. Verder distaal komt het Sauropsiden-karakter met veel rijen van zintuigcellen steeds meer op den voorgrond; het einde, waar de membrana tectoria ontbreekt, doet aan den bouw der maculae denken. De verwantschap dezer twee typen van eindorganen wordt hierdoor onderstreept.

e. DE PERILYMPHATISCHE RUIMTE

Wenden wij ons thans tot de omgeving van het vliezige labyrinth, tot de perilymphatische ruimte. Deze ruimte wordt veelal beschouwd

als een beschuttende laag, die zich bevindt tusschen de buitenzijde van het vliezige en de binnenzijde van het beenige labrynth. Inderdaad zal de perilymphe deze rol mede vervullen, daarnaast heeft zij bij groote groepen van Vertebrata nog een andere specifieke, n.l. geleidende beteekenis. Het gedeelte der perilymphatische ruimte, dat tot daartoe bestemde zintuigplekken in relatie treedt, daarmede een toevoerweg voor exteroceptieve prikkels vormend, geeft aan deze laatste een ander karakter, dan aan die zintuigplekken toekomt, die door de endolympe geprikkeld worden. In dezen zin is het Cortisch orgaan als perilymphatisch zintuig op te vatten, in tegenstelling met de maculae en cristae, die als endolymphatische daar tegenover gesteld kunnen worden ¹⁸⁾.



Afb. 21. Cochlea met scalae. I: Mammalia; II: Echidna; III: Aves. s.: sacculus; sc.t.: scala tympani; sc.v.: scala vestibuli; membr.limit.: membrana limitans; d.p.l.: ductus perilymphaticus lagenae.

Daar waar de perilymphe een geleidende functie heeft, ontbreken de ijle bindweefselbalkjes, die wij elders aantreffen en die het labrynth met het periost van zijn beenige omhulling verbinden, daarbij tevens de rol van geleiders van bloedvaten en zenuwen op zich nemend (Afb. 22).

In het zoogdierlabrynth vormen de beide *scalae* de geleidende perilymphatische banen, die tot het Cortisch orgaan in betrekking staan. Zij gaan bij den top van het slakkenhuis in elkaar over (Afb. 21-I). Bij de vogels en krokodillen, waar zich aan het einde en in het verlengde van den ductus cochlearis de lagena bevindt, vervullen de *scalae* ten opzichte van het Cortisch orgaan dezelfde rol. Zij gaan in elkaar over, daar waar deze zintuigplek ophoudt; het helicotrema

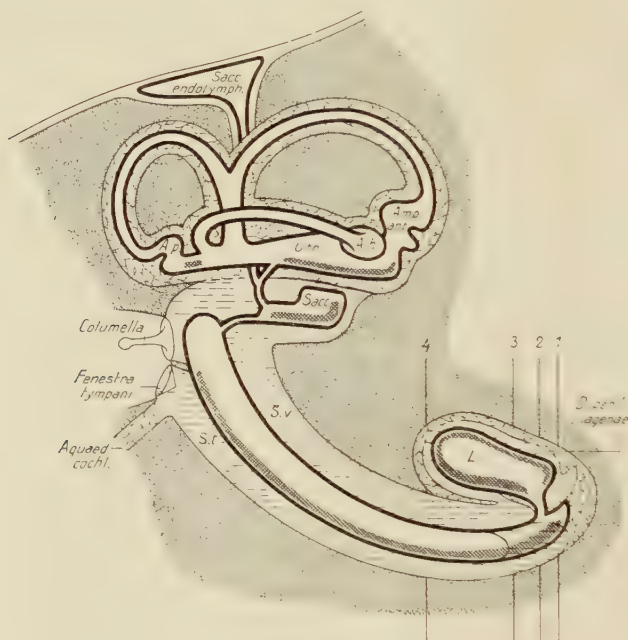
ligt dientengevolge niet terminaal. De niet geleidende perilymphe om de lagena is dan ook niet vrij van balkjes (Afb. 21-III). Hierin komt tot uitdrukking, dat de van de columella komende trillingen zich niet met de macula lagenae bemoeien en deze zintuigplek niet bereiken. Zij vormen een niet adequate prikkel voor deze endolymphatische zintuigplek.

De omgeving der vogelcochlea toont ons verder een kaliberverschil tusschen de beide scalae ten gunste van de scala vestibuli, dat bij zoogdieren niet wordt aangetroffen. Een verdere bijzonderheid van de vogels en krokodillen is het voorkomen van een korten perilymphatischen weg, die van de columella-voetplaat direct leidt naar het einde van de scala tympani. De trillingen kunnen dus den langen weg langs de cochlea volgen, echter ook uitwijken, misschien als ontlastingsmogelijkheid, langs dezen *ductus perilymphaticus brevis*.

Bezien wij thans de omgeving der cochlea bij *Echidna* (Afb. 21-II en 22), dan treffen wij hier wederom een mengsel van karaktertrekken aan. Als bij vogels is de ductus cochlearis, zijn dus ook de scalae niet gewonden. Een lagena met macula is aanwezig, ligt echter omgeknikt; een eerste stap naar de ruimtebeperkende spiraliseering? De scalae hebben een verschillend kaliber, het helicotrema ligt niet terminaal (vogels). Het Reissnersche membraan mist de sterke in het lumen uitstekende plooien, die zoo karakteristiek zijn voor het vogellabyrinth, al blijven enkele sporen ervan over (Afb. 19). Het coecum cochleae vinden wij bij *Echidna* terug, het ontbreekt bij de vogels. Evenals dat van zoogdieren mist het *Echidnalabyrinth* den ductus perilymphaticus brevis. Het is niet mogelijk, bij de overdenking dezer opvallende gelijkenissen eenerzijds, verschillen anderzijds, niet onder den indruk te komen van het merkwaardige feit, dat ons in de *Monotremata*, als relicten, eenige vormen bewaard bleven, die op zoo treffende wijze de kloof tusschen zoogdieren en *Sauropsiden* overbruggen.

Thans moeten wij nog een oogenblik stilstaan bij een complicatie, die de *perilymphatische ruimte* vertoont in het gebied der *lagena*. Wij verwijzen daartoe naar afb. 21-II en 22. Het blijkt namelijk, dat de macula lagenae niet zonder relatie tot de perilymphe der scalae blijft. Van de scala vestibuli gaat een ductus perilymphaticus naar den wand der lagena en volgt deze. Deze ductus, die niet overal even scherp begrensd is, volgt daarbij de macula lagenae in zijn geheeler omtrek. De smalle nauwe buis bedekt alleen aan de laterale zijde de geheele breedte der macula; het mediale, veel bredere gedeelte der macula, wordt er slechts ten deele door bedekt. In afb. 17-3 is de uitmonding

in de scala vestibuli ter hoogte van het helicotrema weergegeven; ook in den lateralen wand is de ductus perilymphaticus lagenae getroffen. De andere uitmonding is in afb. 17-1 en afb. 17-2 te herkennen, ook in afb. 17-4 zien we nog juist dat gedeelte van den ductus perilymphaticus lagenae getroffen, dat om den top van de lagena buigt; de plaats dezer doorsneden is in afb. 22 aangegeven. Daar in drie seriën een overeenkomstig beeld werd gevonden, mogen



Afb. 22. Schema van de perilymphatische verhoudingen bij *Echidna*. s.t.: scala tympani; s.v.: scala vestibuli; l.: lagena. De lijnen 1, 2, 3 en 4 geven de plaats aan van de doorsnedebeelden in Afb. 17 en 18.

wij aannemen, dat wij hier met een normale bevinding te doen hebben.

Mede door de aanwezigheid van den ductus, onderscheidt de *Echidna*-lagena zich van die der vogels. Daar is het orgaan geheel door bindweefselbalkjes omgeven, die den invloed van de perilymphe der scalae uitdrukkelijk uitsluiten (Afb. 19-III). Welke functioneele beteekenis dezen ductus perilymphaticus lagenae bij *Echidna* toekomt is niet gemakkelijk in te zien; opmerkelijk is echter, dat hier voor het eerst een relatie tusschen de macula lagenae en de scalae gevonden wordt, een relatie, die anders alleen het Cortisch orgaan betreft. Ook hier ligt,

zooals boven reeds vermeld werd, het helicotrema niet terminaal, de weg om dit keerpunt naar het einde der cochleaire buis te verplaatsen is echter gebaand. Het afgeknikt zijn der lagena, de topographie der macula als „spiralige” voortzetting van het organon Corti, zijn verschijnselen, die in dezelfde richting wijzen. Bij de bespreking der innervatie der macula lagenae zullen wij ook daar over bevindingen kunnen berichten, die op een ombouw der macula lagenae van een endolymphatisch tot een perilymphatisch zintuig wijzen. Het verdient daarbij de aandacht, dat de bouw der macula nog niets van deze toekomstbetekenis verraadt; het is een karakteristieke endolymphatische zintuigplek (Afb. 16). Daar ook de rijen van inwendige haarcellen en het einde der cochleaire zintuigplek aan de maculastructuur doen denken, blijkt uit deze bevindingen de oorspronkelijke verwantschap van endolymphatische en perilymphatische zintuigplekken.

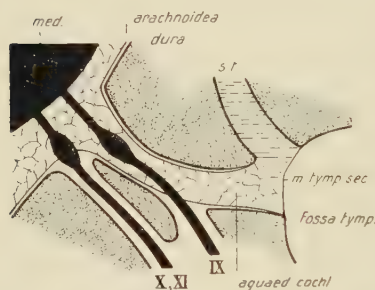
Over de afgrenzing van de scalae aan de utriculaire zijde is het volgende te berichten. Bij zoogdieren komt deze in het algemeen door een duidelijk uitgesproken grensmembraan tot stand, *membrana limitans*. Toch is deze afsluiting niet als een hermetische op te vatten; vooraan, onder de macula utriculi is zij volledig, meer naar achteren in de buurt van den ductus endolymphaticus en het crus commune kan zij lacunes vertoonen. In hogere mate geldt dit voor het vogel-labyrinth; in principe treffen wij hier denzelfden toestand aan als bij Mammalia, d.w.z. utriculus en booggangsapparaat zijn door bindweefselbalkjes omgeven, terwijl de perilymphatische ruimte langs den ductus cochlearis, de scalae, van bindweefselbalkjes vrij is. De afgrenzing dezer beide gebieden is bij de vogels aanwezig, doch minder scherp dan bij de zoogdieren.

Terugkeerende tot Echidna (Afb. 22), blijkt het vooreinde der macula utriculi, evenals het mediale deel ervan, op een beenige onderlaag te rusten, evenzoo het caudale einde van den utriculus met de ampulla posterior. Het daartusschen gelegen gebied vertoont een membrana limitans, die vooral in de omgeving der groote macula utriculi duidelijk is uitgesproken. In het algemeen is de toestand dus op dien van zoogdieren gelijkend.

Tenslotte verdient nog de verbinding der perilymphatische ruimte met de subarachnoidale ruimte, de *aquaeductus cochleae*, onze aandacht. Deze phylogenetisch oude verbinding, die reeds bij die vormen aangetroffen wordt, die niet over een rond venster beschikken, vormt bij Sauropsiden in het algemeen een breedten verbindingsweg tusschen deze beide ruimten, die steeds in relatie staat tot de uittredingsplaats

van den nervus glossopharyngicus. Deze relatie blijft ook bij de zoogdieren gehandhaafd; de aquaeductus is echter bij de Mammalia in het algemeen een nauwe buis, welks doorlaatbaarheid door een menigte van bindweefselbalkjes wordt beperkt. Deze balkjes, die in de beide scalae op grond van hun functioneele doelstelling aan het einde der ontogenie verdwijnen, handhaven zich in deze verbindingsbuis. Bij *Echidna* vertoont de aquaeductus zich als een wijd kanaal, dat vanaf de gebogen membrana tympani secundaria, uitgespannen in de fenestra tympani, verloopt in de richting van het beenige kanaal, dat den nervus glosso-pharyngicus bevat (Afb. 23). Met deze zenuw zet de aquaeductus zijn weg voort naar de subarachnoidale ruimte. Opmerkelijk is, dat de nervus glosso-pharyngicus niet tezamen met den nervus vagus

door een gemeenschappelijk foramen jugulare (postoticum) verloopt, doch een eigen weg neemt, die een meer primitieve ligging ten opzichte van de labyrintkapsel bewaart. Aan den gemacereerden schedel van *Echidna* is een kanaal beschreven als canalis cranio-tympanalis, leidende van de trommelholte naar de schedelruimte²⁹⁾. Dit kanaal is riets anders dan de aquaeductus cochleae, die hier tevens over een grooten afstand den nervus glosso-pharyngicus bevat. De schedeldura zet zich in het beenige kanaal als periost voort, gaat ook in het periost der



Afb. 23. Schema van den aquaeductus cochleae in zijn verhouding tot de scala tympani, de membrana tympani secundaria, den nervus glosso-pharyngicus en de subarachnoidale ruimte. med.: medulla oblongata; st.: scala tympani.

scala over. De arachnoidea laat zich als bekleeding van den aquaeductus vervolgen tot aan de overgangsplaats in de scala tympani (Afb. 23). De aquaeductus is ook hier van bindweefselbalkjes voorzien, die eindigen in de nabijheid van de membrana tympani secundaria, aan de vereenigingsplaats met de scala tympani.

Overzien wij het over de perilymphatische verhoudingen meege-deelde, dan constateeren wij, dat de pars inferior en de pars superior van het spatium perilymphaticum, voor en achter heenig, daartusschen ten deele volledig (vooraan), ten deele onvolledig door een membrana limitans van elkaar gescheiden zijn. In de pars inferior ontbreken, zoover het Cortisch orgaan reikt, de bindweefselbalken in de scalae om in de omgeving der omgeknikte lagena weer op te treden. Toch blijft ook hier een perilymphatische weg, langs de zintuigplek ver-

lopend, uitgespaard. Het helicotrema ligt niet terminaal. Een afkortende ductus perilymphaticus brevis ontbreekt. De ductus perilymphaticus, aquaeductus cochleae, is vrij wijd, in tegenstelling met de waarnemingen bij tal van andere zoogdieren.

f. DE INNERVATIE

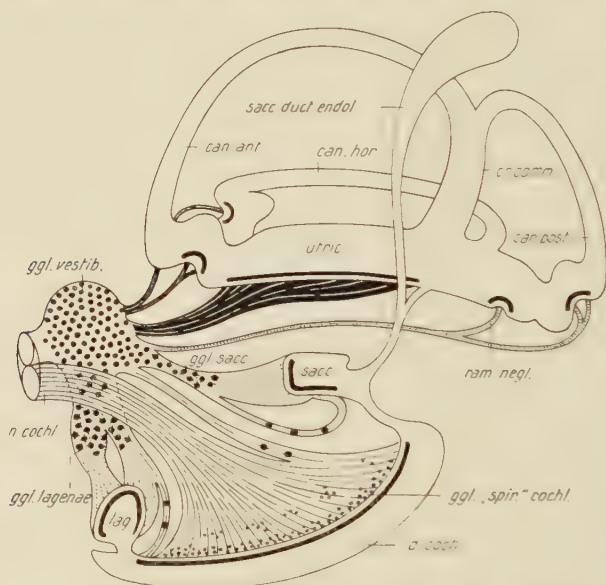
Van de innervatie geeft afb. 24 een overzicht. De *ramus anterior* verzorgt als gewoonlijk de macula utriculi en de beide voorste cristae, in tegenstelling met bijna alle zoogdieren niet het voorste deel van de macula sacculi. De aftakkingsplaats der beide ampullaire takken ligt dicht bij het ganglion, terwijl de *ramus* die de voorste verticale cristae verzorgt, zich in de nabijheid der zintuigplek splitst. Deze splitsing houdt verband met de deelingstendentie van dit eindorgaan en ontbreekt bij de crista van de horizontale booggang¹⁹⁾. Het ontbreken van den tak van VOIR¹⁰⁶⁾, den verzorger van het voorste gedeelte der macula sacculi, verdient onze aandacht. Bij tal van Sauropsiden (krokodillen, schildpadden), en bij nagenoeg alle zoogdieren is hij aanwezig, waarom hij hier ontbreekt blijft onbegrepen. De *ramus posterior* (inferior) verzorgt dus hier de geheele macula sacculi, de achterste crista, weer met twee bundels, de papilla neglecta, tenslotte het Cortisch orgaan (*ramus cochlearis*) en de macula lagenae.

De *ganglioncellen* zijn van uiteenlopend kaliber, de bij het Cortisch orgaan behorende zijn klein en allen van hetzelfde type (kleine stippen in afb. 24). De cellen van het ganglion vestibulare (Scarpae), in afb. 24 als groote stippen aangegeven, zijn alle groter, doch onderling in grootte verschillend. Vermoedelijk zijn verschillende grootte-typen aan verschillende eindorganen gebonden.

De topographie der Cortische ganglioncellen beantwoordt aan den algemeenen regel, dat de perilymphatische zintuigplekken de bij-behoorende zenuwcellen als het ware aantrekken; men denke aan het ganglion spirale der menschelijke anatomie, zie verder¹⁰⁸⁾,¹⁰⁹⁾. In afb. 25 is schematisch weergegeven, hoe de ganglioncellen in den *ramus anterior*, die de utriculusmacula en de beide voorste cristae verzorgt, ver van deze eindorganen in den meatus acusticus externus verblijven. De ganglioncellen van den *sacculus*, wiens *macula* eenigszins een tusschenpositie inneemt tusschen de endolymphatische en de perilymphatische zintuigplekken, vertoonen dienovereenkomstig althans gedeeltelijk een neiging zich in de richting dezer zintuigplek te bewegen. In de aansluitende gedeelten van het Cortisch orgaan is deze ver-

plaatsing het verst doorgevoerd. Het optreden van zelfstandige bundels in dit overgangsgebied (OORT, HARDY) is vanuit dit gezichtspunt te beschouwen (Afb. 24).

De *macula lagenae*, die zooals boven uiteengezet, half als endolymphatisch, half als perilymphatisch eindorgaan kan worden opgevat, gedraagt zich dienovereenkomstig, wat de ligging der ganglioncellen betreft; er zijn er een groot aantal, die perifeerwaarts zijn verplaatst, andere verblijven in het ganglion vestibulare (Afb. 25 en 24). Aan den aard der cellen kan men zoowel de bij den sacculus als bij de



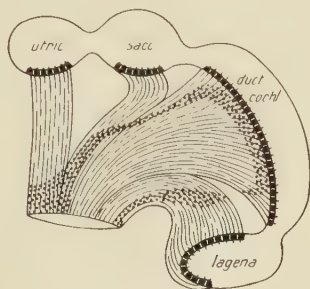
Afb. 24. Overzicht van de innervatie van het Echidnalabyrinth, gewijzigd naar DE BURLET.
Ramus anterior: zwart; ramus posterior: gestippeld; ramus cochlearis: gestreept.

lagena behoorende onderscheiden van die van het ganglion „spirale”; zij zijn grooter en in onze preparaten donkerder gekleurd.

Het aantal ganglioncellen, waarover het Cortisch orgaan beschikt is zeer veel grooter, dan dat der endolymphatische zintuigplekken. De zeer groote macula utriculi beschikt per oppervlakteeenheid over een kleiner aantal grootere cellen. Het lijkt waarschijnlijk, dat één enkele cel van het ganglion „spirale” tot een kleiner aantal zintuigcellen in betrekking staat, dan één enkele cel van het ganglion vestibulare.

Terugkomend op afb. 24 vertoont dit schema de bovenbeschreven bijzonderheden van de verzorging van sacculus, cochlea en lagena,

zooals zij zich bij *Echidna* voordoen. Van het distale einde der sacculus-macula (Afb. 12) verloopt een afzonderlijke bundel, vrijwel beantwoordend aan het door HARDY ⁵⁰⁾ beschreven zenuwtakje, langs eigen weg, zich aansluitend aan de cochleairisbundels, centraalwaarts. Dit takje, dat ganglioncellen bevat, komt uiteindelijk in het ganglion sacculi terecht. Ook van het begin van het organon Corti gaat een zelfstandige bundel, eveneens van ganglioncellen voorzien en aan den door OORT ⁸¹⁾ beschreven bundel beantwoordend, centraalwaarts en komt eveneens in het ganglion vestibulare terecht. Aan het einde van het organon Corti verlopen eenige zelfstandige bundels, die aansluiting zoeken bij den ramus lagenaris; de hierin aange troffen ganglioncellen behooren tot het vestibulaire type. De zenuwbundels, die van de macula lagenae komen, bevatten eveneens dergelijke cellen, die gedeeltelijk tot vrij dicht bij het eindorgaan gelegen zijn. Dit laatste vormt een bevestiging van reeds door WESTON beschreven waarnemingen ¹⁰⁹⁾.

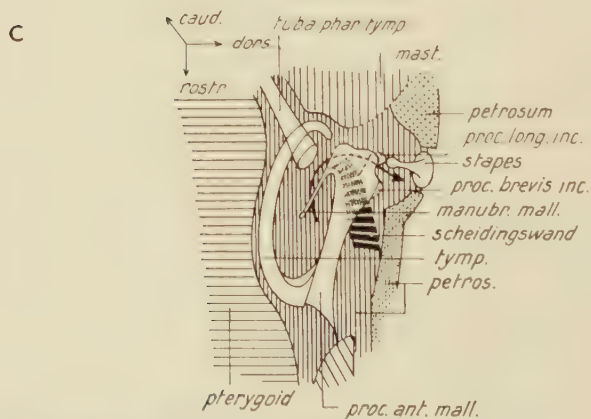
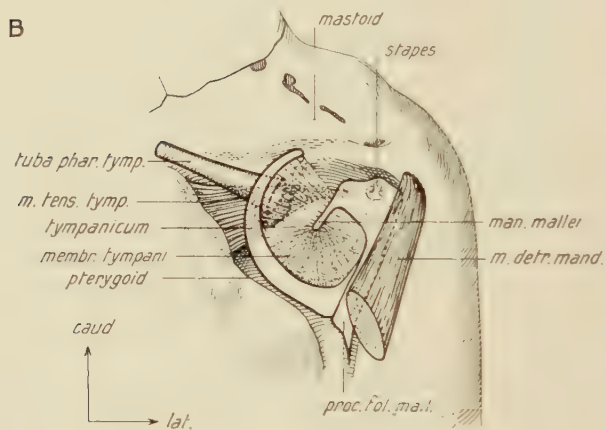
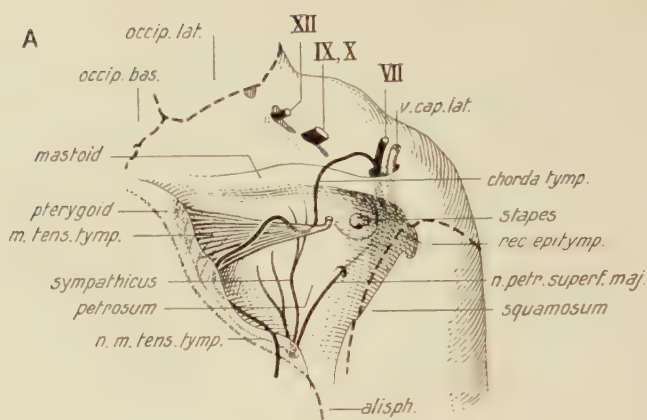


Afb. 25. Schema ter verduidelijking van de aantrekkende werking op de ganglioncellen van de hoorzintuigplek en de aangrenzende gebieden.

B. HET MIDDENOOR

De bespreking van het middenoor zal beperkt worden tot het geven van enkele schemata met beschrijving, aangezien verschillende onderzoekers reeds op nauwkeurige wijze deze interessante streek van den *Monotremenschedel* hebben bewerkt. De oudste onderzoekers waren HYRTL ⁵⁷⁾ en IBSEN ⁶¹⁾. Uit het begin van deze eeuw stammen onderzoekingen van ZUCKERKANDL ¹¹⁶⁾, RUGE ⁸⁹⁾, ESCHWEILER ²⁹⁾, DENKER ²⁴⁾ en SCHULMAN ⁹²⁾.

Het middenoor der zoogdieren omvat de *trommelholte* in engeren zin, die met den *recessus epitympanicus* alle onderdeelen die van belang zijn voor de voortplanting van het geluid, zooals de gehoorbeentjes, het ronde en ovale venster, bevat. Bij de meeste zoogdieren is de *trommelholte* ventraalwaarts vergroot door de z.g. *bulla tympanica*, aan welks vorming verschillende beenstukken, o.a. het *alisphenoid* (*Marsupialia*), het *squamosum*, het *entotympanicum* en het *tympanicum*, deelnemen. Een beenig begrensde middenoor, waarvan slechts een gedeelte van den lateralen wand ingenomen wordt door het



Atb. 26. A en B: de fossa tympanica van *Echidna* van ventraal gezien; C: van terzijde. B: Het tympanicum, het trommelflies, de gehoorbeentjes, de musculus detrahens mandibulae, de tuba en de musculus tensor tympani in situ. A: Na verwijdering der genoemde organen met uitzondering van stapes en musculus tensor tympani. Grenzen der beenstukken, zenuwen der trommelholte, vena capitis lateralis. C: schema ter verduidelijking van de ligging van het tusschenschot, dat den recessus epitympanicus scheidt van de rest van de trommelholte.

trommelvlies, treffen we bij de meeste Placentalia aan. Bij lagere zoogdieren, zooals de Monotremata en vele Insectivora, ligt het trommelvlies niet in den lateralen wand van de trommelholte, doch vormt den bodem dezer ruimte. Alle zoogdieren, ook die welke volwassen een vrijwel vertikaal staand trommelvlies vertoonen, hadden tijdens de ontwikkeling een meer horizontaal liggende membrana tympani. Bij de bovengenoemde Mammalia is deze horizontale toestand blijven bestaan, die bij de overige zoogdieren dus slechts van voorbijgaanden aard was.

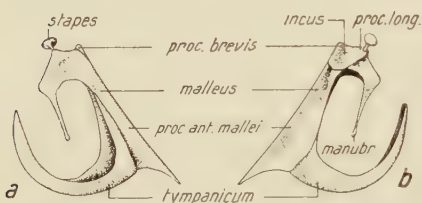
Het trommelvlies bereikte gedurende de stamontwikkeling door draaiing om een horizontale as een meer vertikalen stand. Door deze draaiing ontstond een ventrale wand en van hieruit werd de bulla ossea gevormd. Deze bullae kunnen zelfs zoo groot worden, dat beide elkaar in de mediaanlijn raken (Rodentia). Bij de vormen met een vrijwel horizontaal liggend trommelvlies kan het dus niet tot de vorming van een bulla ossea komen.

In het algemeen is de naam *trommelholte* op zijn plaats bij de bespreking van het middenoor der Placentalia. Bij de primitieve zoogdieren, zooals de Monotremata, de Marsupialia en vele Insectivora, is dit niet het geval, aangezien de ruimte geen aanspraak kan maken op den naam van holte, maar slechts een vlakke groeve te noemen is. Terecht voerden oudere onderzoekers daarom de naam *fossa* in. Aan den schedel der meeste zoogdieren zijn, door de ontwikkeling van de bullae, de gehoorbeentjes aan den gemacereerden schedel niet zonder meer zichtbaar; bij *Echidna* en *Ornithorhynchus* zijn zij duidelijk in samenhang te overzien. De membrana tympani, in het ringvormige tympanicum bevestigd, tevens de ventrale afsluiting der fossa vormend, maakt de overzichtelijkheid ervan zoo gemakkelijk. Het tympanicum, op te vatten als een dekbeen van het kraakbeen van MECKEL, ver-toont in de ontogenie van alle Mammalia een ringvorm; bij den mieren-egel, evenals bij vele andere zoogdieren, handhaaft zich deze vorm.

De groeve heeft een driehoekige gedaante; twee wanden dezer groeve, namelijk de caudale en de mediale, worden gevormd door overhellende beenstukken, resp. de pars mastoidea van het petrosum en het pterygoid (Afb. 26A en B). De derde wand van de trommelholte wordt gedeeltelijk gevormd door een uitstekend beenrandje van het squamosum. De ruimte tusschen den processus folianus (anterior) mallei en het squamosum wordt afgesloten door een vlies, waarover de musculus detrahens mandibulae verloopt (Afb. 26B). Deze spier ontspringt aan de pars mastoidea van het petrosum en aan het squamosum;

zij hecht zich aan de mandibula. Zij komt onder de zoogdieren alleen bij *Echidna* en *Ornithorhynchus* voor. Het dak van de trommelholte wordt gevormd door het rotsbeen, waarin het inwendig oor opgesloten is. Deze ligging is primitief, want bij alle *Mammalia* vormt het petrosum den medialen wand van de trommelholte. De deelname van het pterygoid aan de begrenzing van de fossa tympanica, treffen we slechts bij *Echidna* aan, hetgeen waarschijnlijk gezien moet worden als een speciaal aanpassingsverschijnsel van dit mierenetende zoogdier met zijn lange tong en ver caudaalwaarts zich uitstrekkende mondholte.

Aan de zoogdiertrommelholte onderscheiden we een apart gedeelte, den z.g. *recessus epitympanicus*, zooals de naam zegt, boven de trommelholte gelegen. Ook *Echidna* heeft een daarmee vergelijkbare nis in de latero-caudale hoek van de trommelholte gelegen, die grootendeels door een vlies van de rest van de trommelholte is afgescheiden. Dit



Afb. 27. Het linker tympanicum en de gehoorbeentjes, gezien a: van ventraal; b: van dorsaal.

vlies is uitgespannen tusschen den hamerkop, den processus folianus van den hamer, en het petrosum. Afb. 26C (middenoor van terzijde gezien), vertoont dezen scheidingswand. De pijl geeft den weg aan, waarlangs de eigenlijke trommelholte in verbinding staat met den recessus epitympanicus; deze opening ligt in de buurt van den caudalen

wand der trommelholte. De pees van den musculus tensor tympani maakt, bij het oversteken van het petrosum naar den hamerkop, van dezen scheidingswand gebruik. De musculus detrahens mandibulae, die, zooals boven vermeld werd, een gedeelte van de ventrale afsluiting van de trommelholte vormt, sluit den recessus epitympanicus af (Afb. 29).

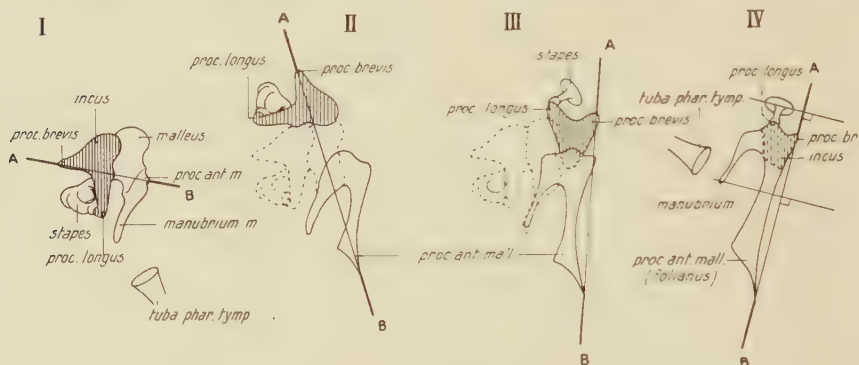
De ventrale afsluiting van de trommelholte wordt behalve door den bovenvermeldden musculus detrahens mandibulae, gevormd door de membrana tympani, die uitgespannen is in het naar lateraal open ringvormige tympanicum, en den processus anterior mallei. Hoewel boven aangegeven werd, dat het trommelvlies bij *Echidna* een horizontalen stand inneemt, zij hier vermeld, dat het een hoek van dertig graden naar buiten met het horizontale vlak maakt. Het trommelvlies is kegelvormig naar binnen gewelfd, evenals dat bij alle *Placentalia* het geval is. Dit in tegenstelling met den toestand, die we bij de *Sauropsiden* aantreffen. Bij de umbo is de steel van den hamer verbreed en door kraakbeen met het trommelvlies verbonden; verderop is de hamersteel

op eenigen afstand van het trommelvlies gelegen en door een vlies er aan bevestigd (Afb. 30). Het tympanicum is door middel van bindweefsel aan het pterygoid en aan den processus anterior mallei, door middel van kraakbeen aan de pars mastoidea van het petrosum bevestigd. Dit kraakbeen zet zich mediaalwaarts voort als cartilago tubae (Afb. 31). In de bocht, waar het caput mallei overgaat in den processus anterior mallei, is het trommelvlies veel dikker, bevat veel venen en is met sterk geplooid epitheel, dat ook den uitwendigen gehoorgang bekleedt, bedekt. Dit gedeelte is als pars flaccida of membrana Shrapnelli in de zoogdieranatomie bekend (Afb. 29).

In afb. 27 zijn de *gehoorbeentjes* met het tympanicum van ventraal en dorsaal gezien weergegeven. De malleus valt op door zijn grootte in vergelijking met incus en stapes. Vooral de processus anterior is zeer groot, zooals we ook bij verschillende buideldieren, zooals *Macropus* en *Perameles*, verder bij de vleermuizen aantreffen. Van functioneel gezichtspunt verdient de kraakbeenige verbinding van den processus anterior mallei met het tympanicum onze aandacht. De bewegingsvrijheid van den hamer ten opzichte van dit beenstuk en daardoor mede ten opzichte van het trommelvlies is hier zeer beperkt in vergelijking met die bij de meeste andere zoogdieren. De incus, het skeletstuk, dat overeenkomt met het quadratum van het Sauropsiden-kaakgewricht (theorie van REICHERT), heeft hier, door zijn vorm, recht op den naam „vierkante been”. De verbinding met den malleus is grootendeels van synchondrotischen aard hoewel op enkele coupes een spleet tusschen beide beenstukken waar te nemen is. De verbinding is echter zoo stevig, dat het zeer platte skeletstukje, de incus, alleen door maceratie van den hamerkop gescheiden kan worden. Van de ventrale zijde is alleen de processus brevis van den incus, die door middel van kraakbeen aan het petrosum, dus aan het dak der trommelholte bevestigd is, zichtbaar (Afb. 26A en 29). De processus longus, niet veel langer dan het korte uitsteeksel, draagt, door middel van een kraakbeenige verbinding, den stapes. Deze heeft niet den vorm van een stijgbeugel, maar gelijkt op een zuiltje, een stempeltje (columella), zooals bij de Sauropsiden aangetroffen wordt. De stapes heeft een slanken steel en een vrij grooten hoed, die door middel van kraakbeen in de fenestra vestibuli bevestigd is. In situ is in afb. 26A, B en C de stapes weergegeven; zij is niet mediaalwaarts gericht, zooals bij andere zoogdieren, maar dorsaalwaarts. De oorzaak hiervan is in den niet vertikalen, maar vrijwel horizontalen stand van de membrana tympani gelegen. Dienovereenkomstig is datgene wat bij de overige

zoogdieren lateraal gelegen is in de trommelholte, bij *Echidna* ventraal gelocaliseerd.

In afb. 28 is weergegeven, hoe uit de onderlinge verhouding der gehoorbeentjes bij den mensch, de toestand bij *Echidna* afgeleid kan worden; een bespiegeling, die geenszins een phylogenetische tendentie heeft. Denkt men zich den incus draaiend om den hamerkop als vlak van beweging (Afb. 28-II en III), dan komt deze tenslotte achter, dus dorsaal van den hamerkop te liggen. Door deze draaiing verandert de as, waarom de beweging der gehoorbeentjes plaats heeft, van richting. De as heeft als vaste punten den processus anterior mallei en den processus brevis incudis; zij is in afb. 28 door de lijn AB weergegeven. In afb. 28-IV blijkt deze as aan de verbindingsstrook tusschen den



Afb. 28. Schemata der gehoorbeentjes van *Homo* (I) en van *Echidna* (IV), waarop de draaiingsas AB is aangegeven. De tusschenfiguren II en III bedoelen de vergelijkbaarheid te vergemakkelijken.

processus anterior mallei en het tympanicum gebonden te zijn, de eenig mogelijke bewegingsvrijheid voor dit type van hamer.

Aangezien de afstand van het manubrium tot de as grooter is dan van de stapesvoetplaat tot die as, wordt de excursie van het handvat van den hamer door het in trilling gebrachte trommelvees verkleind doorgegeven aan de stapes (Afb. 28-IV). Ditzelfde is ook bij den mensch het geval (Afb. 28-I).

Dorsaal van het trommelvees zien we op afb. 26A de tuba en den musculus tensor tympani. Hierbij valt op dat beide in een geheel andere richting als bij den mensch en de overige zoogdieren verlopen; zij zijn in caudaalwaartsche richting 90 graden gedraaid; bij den mensch verlopen beide schuin naar voren, bij *Echidna* daarentegen schuin naar achteren. Eenerzijds zou dit kunnen wijzen op onderlinge afhan-

kelijkheid, anderzijds zou het eenzelfde moment geweest kunnen zijn, dat deze draaiing heeft veroorzaakt. Hun ligging ten opzichte van elkaar is niet veranderd bij deze wenteling, de spier blijft dorsaal van de tuba pharyngo-tympanica liggen. De vorm van de mondholte, waar reeds eerder op gewezen werd, zou misschien een oorzaak kunnen zijn voor dit voor zoogdieren afwijkende verloop van de tuba en den musculus tensor tympani. Hier zij vermeld, dat ook de incus een draaiing in dienzelfden zin heeft doorgemaakt (Afb. 28).

De verbinding van het cavum oris met het cavum tympani, de *tuba pharyngo-tympanica*, is bij alle zoogdieren aanwezig en staat in dienst van de middenoor-ventilatie. Ook niet-zoogdieren hebben een verbinding tusschen de mondholte en de trommelholte; deze is echter zeer wijd en heeft geen buisvorm. Dit is b.v. bij vele reptielen het geval; sommige Anuren, zooals *Rana catesbyana*, hebben een dusdanig wijde opening, dat het mogelijk is vanuit de mondholte het trommelvlies te overzien¹⁷). *Ornithorhynchus*, de andere vertegenwoordiger van de orde der Monotremata, volgt hierin de reptielen. Een wijde verbinding voert van de mondholte naar den z.g. recessus tympanicus pharyngis, een ruimte, die eenigszins gescheiden is van de rest van de trommelholte. Bij *Echidna* is het een buisvormige verbinding met een trechtervormige opening naar de trommelholte, dit in tegenstelling met de nauwe uitmonding, die bij de Mammalia in het algemeen waargenomen wordt (Afb. 30).

Bij vele zoogdieren is de binnenwand van de tuba pharyngo-tympanica geplooid en daarbij spleetvormig; in de verschillende seriën van *Echidna* is de tuba niet samengevallen. Hierin staat *Echidna* dus eenigszins apart van de overige zoogdieren, maar eveneens van *Ornithorhynchus* en de reptielen. In den tubawand, die met hoog cylinder-epitheel, waarvan de trilharen naar de mondholte gericht zijn, bekleed is, bevinden zich groote klierpakketten. In het membraneuze deel van de tuba Eustachii (*Echidna* heeft alleen een vliezige tuba, geen beenige), bevindt zich bij de meeste zoogdieren kraakbeen, dat op de doorsnede den vorm van een haak heeft en voornamelijk in den medialen wand wordt aangetroffen. Bij *Echidna* is het kraakbeen slechts zeer spaarszaam aanwezig en wel uitsluitend in het tympanale gedeelte, hetgeen op afb. 30 weergegeven is. Het kraakbeen vormt geen samenhangend geheel, doch bestaat uit losse eilandjes, die zich voornamelijk in den latero-ventralen wand bevinden. Dit is in overeenstemming met de localisatie bij de overige zoogdieren, want door draaiing over een hoek van 90 graden wordt de laterale wand bij *Echidna* tot den medialen



Afb. 29.



Afb. 30.

Afb. 29 en 30. 29: Frontale doorsnede door de rechter trommelholte en het rotsbeen van *Echidna*, ter hoogte van het korte uitsteeksel van het aambeeld. 30: frontale doorsnede door het linker middenoor ter hoogte van de trechtervormige uitmonding van de tuba pharyngo-tympanica (Eustachii). Voor beide afbeeldingen geldt: 1: hamer; 2: incus; 3: recessus epitympanicus; 4: musculus detrahens mandibulae; 5: musculus tensor tympani; 6: petrosum; 7: squamosum; 8: pterygoid; 9: os tympanicum; 10: kraakbeen uitw. gehoorgang; 11: sluitplaat; 12: hyoid; 13: tubakraakbeen; 14: trommelmvies; 15: pars flaccida membr. tymp.; 16: tuba-ingang; 17: nervus facialis; 18: sympathicus; 19: chorda tympani; 20: zenuwen in den meatus acusticus internus; 21: utriculus; 22: ampul voorste vertikale booggang; 23: sacculus; 24: ductus cochlearis; 25: scala vestibuli; 26: scala tympani; 27: vena capitis lateralis.

tubawand der hogere zoogdieren. Voor de verdere beschrijving van dit kraakbeen zij verwezen naar pag. 57, uitwendig oor, met bijbehorende afb. 30.

In den tubawand treffen we bij de lagere zoogdieren, zooals Marsupialia en Edentata, geen kraakbeen aan, hetgeen ZUCKERKANDL¹¹⁷⁾ tot de conclusie bracht, dat een kraakbeenvrije tubawand als een phylogenetisch oudere toestand moet worden beschouwd. ZUCKERKANDL had slechts een fragment van de tuba van Echidna voor zijn onderzoek ter beschikking, daarin vond hij geen kraakbeen, hetgeen hem tot de bovenvermelde conclusie bracht. Volgens ESCHWEILER³⁰⁾ is het verband tusschen de tuba pharyngo-tympanica en den *musculus tensor tympani* niet groot, hetgeen hij baseert op het ontbreken van een spier-oorsprong aan den tubawand. De *musculus tensor tympani* heeft twee koppen; één ontspringt aan den tubawand, de andere aan het pterygoid. Bij Echidna is de oorsprong van de tuba slechts gering ontwikkeld maar desalniettemin aanwezig en wel ontspringt hij aan de trechtervormige tympanale opening van de tuba pharyngo-tympanica, zooals uit de verschillende seriën bleek. In tegenstelling met den toestand bij de andere zoogdieren is de oorsprong van den tweeden kop van den *musculus tensor tympani* niet aan het petrosum, maar aan den medialen overhellenden wand van de fossa tympanica, die gevormd wordt door het pterygoid (Afb. 26B). De spier loopt op weg van den hamerkop wel langs het petrosum, maar geen enkele spierbundel ontspringt eraan. Voor het oversteken van de trommelholte naar het caput mallei, benut de pees den scheidingswand tusschen den recessus epitympanicus en de trommelholte (Afb. 26C en 30). De *musculus tensor tympani* is bij de Monotremata zeer sterk ontwikkeld en wordt, evenals de kauw-musculatuur geïnnerveerd door den nervus trigeminus. De bovengenoemde bevindingen zijn ten deele in tegenspraak met die van ESCHWEILER³⁰⁾.

Afb. 26A geeft schematisch het zenuwverloop in de trommelholte weer. De *musculus tensor tympani* is eveneens geteekend om het verloop van de chorda tympani te verduidelijken. Een *musculus stapedius* is niet aanwezig bij de Monotremata. Een *arteria stapedia*, die bij de Mammalia zijn weg neemt door den stijgbeugel, is bij Echidna alleen embryonaal ontwikkeld (DENKER²⁴⁾). Bij het vogelbekdier daarentegen is de *arteria stapedia* grooter van omvang dan de *arteria carotis interna*. De zenuwen, die relatie tot de trommelholte hebben, zijn: de nervus facialis, de nervus glosso-pharyngicus, de nervus trigeminus en de sympathicus. De facialis loopt tezamen met den octavus door den

porus acusticus internus. Bij het ganglion geniculi splitst de nervus petrosus superficialis major zich van den facialis af, loopt in een eigen beenkanaaltje (canalis pterygoideus) en komt tenslotte onder het slijmvlies van de trommelholte te liggen, verdwijnt op de grens van het petrosum en het pterygoid weer in de diepte en begeeft zich in de buurt van het foramen ovale naar het ganglion oticum. De innervatie van den musculus tensor tympani, evenals een dikke sympathicustak, verdwijnen door dezelfde opening op de grens der bovengenoemde beenstukken. De nervus facialis loopt na de vermelde afsplitsing, tezamen met de vena capitis lateralis (zie inleiding) in een halfgesloten kanaal in het dak van den recessus epitympanicus (Afb. 29). De opening van dit semikanaal is naar mediaal gericht, ziet als het ware op den stapes uit. Tezamen met de vena verlaat de facialis den schedel door het foramen faciale primitivum. Dit is niet vergelijkbaar met het foramen stylomastoideum uit de menschelijke anatomie bekend, want dit ontstaat door sterke ontwikkeling van de pars mastoidea van het petrosum. Even voorbij deze plaats splitst de chorda tympani zich van den facialis af en treedt de trommelholte binnen tusschen de pars mastoidea van het petrosum en het tympanicum. Zij loopt verder rostraalwaarts langs het dak van de trommelholte, neemt evenals de musculus tensor tympani den scheidingswand van de beide afdelingen van de trommelholte als brug om het dak van de trommelholte te verlaten en de bovengenoemde spier te bereiken. Eerst loopt de chorda tympani dorsaal van de spier, later ligt zij aan de ventrale zijde ervan, bereikt op deze wijze het pterygoid, waar zij eerst dorsaal van de overhellende rand verloopt, later komt zij door een duidelijk zichtbare groeve ventraal van het pterygoid te liggen. De verdere voortzetting kon niet vervolgd worden.

De opening, waardoor de nervus petrosus superficialis major en de nervus musculi tensoris tympani de trommelholte verlaten, is ook de weg waarlangs de sympathicus het middenoor bereikt. In het verloop van den nervus sympathicus zien we vele ganglioncellen; de zenuw vertakt zich sterk in de trommelholte. Een plexus tympanicus, afkomstig van den nervus glosso-pharyngicus, werd niet waargenomen. De relatie van den nervus glosso-pharyngicus tot het labyrinth komt tot uiting in den samenloop met den aquaeductus cochleae. Bij *Echidna* is deze voor de verschillende klassen van gewervelde dieren geldende relatie op zeer sprekende wijze verwerkelijkt, zooals in een vorig hoofdstuk (pag. 44) reeds werd uiteengezet.

In afb. 29 en 30 zijn twee frontale coupes van den *Echidna*-schedel, op het middenoor betrekking hebbende, weergegeven. Op afb. 29

zien we de meest rostraal liggende coupe, die de verbinding van den hamer met den incus en van dezen, door middel van den processus brevis, met het petrosus weergeeft. De musculus detrahens sluit de ventrale zijde van den recessus epitympanicus af.

Afb. 30 heeft op de overzijde betrekking en vertoont de tympanale uitmonding van de tuba pharyngo-tympanica in de trommelholte. Men lette op het kraakbeen in den ventralen tubawand in de buurt van het hyale en van het kraakbeen van den uitwendigen gehoorgang.

C. HET UITWENDIG OOR

Het oor als uitwendig zichtbare *oorschelp* ontbreekt, behalve bij de zwartstekelige, langsnavelige *Pro-echidna nigro-aculeata*, die een sierlijk rond uitwendig oor vertoont. Al is het uitwendig oor bij de andere vormen onzichtbaar toch is onder de huid een kraakbeenige plaat, vergelijkbaar met een concha, aanwezig. Bij deze is een vrij goed verborgen uitwendige opening aan te treffen, die door spierwerking gesloten kan worden. Van dergelijke sluitspieren wordt de musculatuur aan de binnenzijde van de menschelijke concha afgeleid. Bij het vogelbekdier ligt deze nauwe afsluitbare opening vlak achter het oog; ook bij andere waterzoogdieren treffen wij dezen toestand aan.

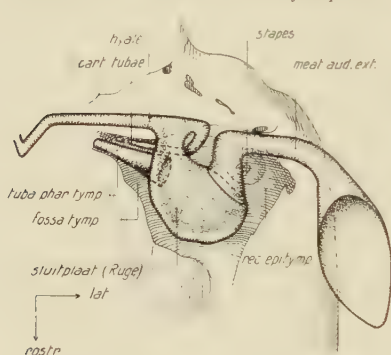
De *uitwendige gehoorgang* van *Echidna* valt op door zijn ongewoon verloop en door de groote lengte. Deze laatste is toe te schrijven aan de ventrale ligging van de membrana tympani, zooals embryonaal ook bij andere zoogdieren waargenomen wordt. De buis vertoont twee knikken, zij loopt eerst één centimeter caudaalwaarts en buigt dan, terwijl zij zich tordeert, lateraalwaarts om. Het eindstuk, dat zich tot concha vergroot, maakt wederom een hoek met het voorgaande, nu in rostrale richting.

De buis wordt opgehouden door een kraakbeenskelet, hetwelk slechts bij *Echidna* in dezen vorm optreedt. Het herinnert aan het kraakbeenskelet in den wand van de trachea, echter zijn de ringen hier in samenhang met elkaar gebleven, zoodat een continue plaat met „anterons” en „posterons”, naar voren en naar achteren uitstekende tanden, ontstaat. Plat uitgespreid, maakt dit kraakbeenskelet den indruk van een dubbele kam. Aan het distale einde treffen we de groote concha-plaat aan.

Een beenige meatus acusticus externus ontbreekt bij *Echidna*. De meatus acusticus externus ossea ontstaat door verbreeding van het tympanicum lateraalwaarts. Deze verbreeding missen niet alleen de

Monotremata, maar eveneens de buideldieren. Dientengevolge reikt het kraakbeenskelet bij deze vormen tot vlak bij het trommelvlies en wel bij *Echidna* in den vorm van de „sluitplaat”, Schlussplatte van RUGE⁸⁹⁾, verbindingsstuk van BOAS¹¹⁾. Dit is een vormsel, hetwelk alle *Monodelphia* en *Didelphia* missen. Het is een vrij groote kraakbeenplaat, niet zooveel kleiner dan het trommelvlies zelf en ligt parallel hiermee in den wand van den meatus acusticus externus. Het promineeren van de sluitplaat boven het weefsel waarin zij ligt ingebed, is een opvallend verschijnsel, hetwelk onze beide seriën vertoonen.

Normalerwijze kunnen de geluidsgolven bij de *Placentalia* vrijwel direct de membrana tympani bereiken. Het trommelvlies heeft daar



Afb. 31. Rechter tympanaalstreek van den *Echidna* schedel ter verduidelijking van den samenhang van het kraakbeen van het hyale met dat der tuba pharyngo-tympanica en met dat van het uitwendig oor.

namelijk een min of meer eindstandige positie in den uitwendigen gehoorgang. Bij *Echidna* moeten de geluidstrillingen als het ware om een hoek gaan om het trommelvlies te bereiken, aangezien de sluitplaat den directen toegang verspert. De sluitplaat hangt eenerzijds samen met het kraakbeen van de uitwendige gehoorgang, anderzijds met het skelet van den tongbeenboog.

Het bestaan van dezen samenhang verdient onze belangstelling omdat hierop de opvatting van RUGE berust, dat het kraakbeen van het uitwendig oor zou zijn af te leiden van het visceraal skelet van den tweeden kieuw-

boog. Daar bij *Sauropsiden* in dit gebied geen kraakbeen wordt aangetroffen, zou men hier te doen hebben met een nieuwvorming van de zoogdieren, waarbij *Echidna* ons den sleutel der herkomst van dit kraakbeen zou leveren. Men zou zelfs nog een stap verder kunnen gaan. Naar uit onze seriën blijkt, is het skelet van den tongbeenboog niet alleen in samenhang met het kraakbeenskelet van de uitwendige gehoorgang maar bovendien met het kraakbeen, dat de tuba begeleidt. In afb. 31 is op schematische wijze deze samenhang weergegeven. Mediaal van het foramen stylomastoideum primitivum gaan in het gebied van de pars mastoidea van het petrosum, het oorsprongsgedeelte van den tongbeenboog en van het tubakraakbeen in elkaar over. Op dezelfde wijze redeneerende als RUGE zou het voor de hand liggen ook dit, in de ontwikkeling van den schedel zoo raadsel-

achtige *tubakraakbeen*, van het skelet van den tongbeenboog af te leiden.

Tegen RUGE's opvatting omtrent de afleiding van het kraakbeen-skelet van het uitwendig oor zijn bezwaren gerezen. BOAS acht het van beteekenis, dat de sluitplaat uit vezelkraakbeen, de aansluitende tongbeenboog uit hyalinekraakbeen bestaat. In ons materiaal is dit verschil niet opmerkelijk; wij dienen hierbij te vermelden, dat de kleuring voor het waarnemen van verschillen in dit opzicht misschien minder gunstig is. Toch lijkt de beteekenis van dit argument niet al te groot.

Van meer belang zijn de tegenargumenten van CORDS ²²⁾, die door embryologisch onderzoek van het materiaal van SEMON kon vaststellen dat het skelet van den tongbeenboog en dat van de uitwendige gehoorgang onafhankelijk van elkaar ontstaan. Eerst op oudere stadia is de samenhang vast te stellen en blijft dan bij het volwassen dier behouden. Het tubakraakbeen treedt nog later op, eveneens dus de verbinding hiervan met het hyale. De argumenten voor een gemeenschappelijken oorsprong van het tubakraakbeen en oorskelet uit den tweeden kieuwboog zijn dus alleen aan den volwassen vorm te ontleenen.

SAMENVATTING

Ter inleiding werd in het eerste hoofdstuk aan de hand van een aantal gegevens, op verschillende orgaansystemen betrekking hebbende, de plaats van *Echidna* in het systeem der gewervelde dieren toegelicht. Uit deze gegevens, eveneens uit de bevindingen bij het middenoor en uitwendig oor, blijkt dat de mierenegel zich in tal van kenmerken aansluit bij de *Sauropsiden*, in tal van andere bij de *Mammalia*, terwijl tenslotte een aantal kenmerken karakteristiek zijn voor dezen zeer gespecialiseerden vorm.

Het onderzoek van het inwendig oor leverde bevindingen op, die op dezelfde wijze zich laten groepeeren; hierdoor neemt het labyrint van dezen zeldzamen vorm in de vergelijkende anatomie van dit orgaan een zeer bijzondere plaats in.

Van de kenmerken, die het *Echidnalabyrint* bij dat der *Sauropsiden* (voornamelijk krokodillen en vogels) doet aansluiten zouden o.a. de volgende te noemen zijn:

de bijzondere lengte van de voorste verticale booggang (*Aves*, pag. 11);

het voorkomen van een recessus utriculi (pag. 13);

het voorkomen eener papilla neglecta (pag. 29);

de vorm van den sacculus (pag. 16);

het voorkomen eener lagena met macula lagenae (pag. 21);

het niet gewonden zijn van den ductus cochlearis (pag. 22);

het voorkomen van enkele bloedvaten in de membrana Reissneri (vestibularis) en in den sacculuswand (pag. 35);

het voorkomen van talrijke lengterijen van zintuigcellen in het distale gedeelte van het organon Corti (pag. 38);

het kaliberverschil der scalae (pag. 41);

het niet terminale helicotrema (pag. 41);

de wijidte van den aquaeductus cochleae (pag. 44).

Van de kenmerken, die het *Echidna-labyrint* bij dat der *Mammalia* doet aansluiten noemen wij de volgende:

het geringe kaliber van den ductus reuniens (pag. 17);

het voorkomen van een coecum cochleae (pag. 17);

de vorm en uitbreiding van het zintuigepitheel der cristae, het ontbreken eener crista cruciata (pag. 31);

het voorkomen van een stria vascularis, van een Reissnersche membraan en van een limbus spiralis van zoogdierkarakter (pag. 35);

de bouw van het organon Corti in het proximale gedeelte van den ductus cochlearis (pag. 37);

het ontbreken van een ductus perilymphaticus brevis (pag. 41 en 45);

de duidelijke afgrenzing der cisterna perilymphatica door een membrana limitans (pag. 43).

Als speciale kenmerken van het *Echidnalabyrinth* mogen de volgende genoemd worden:

vorm en ligging van den ductus cochlearis (pag. 21);

de ongewone grootte der macula utriculi (pag. 13);

de vorm van de macula sacculi (pag. 17);

de niet geheel terminale, sterk afgeknikte ligging der lagenae (pag. 17);

de afwijkende vorm en oriëntatie van de macula lagenae (pag. 19);

het zich geleidelijk wijzigende karakter van het organon Corti in de richting van proximaal naar distaal (pag. 37);

het voorkomen van vier à vijf lengterijen van inwendige haarcellen en zes à zeven lengterijen van uitwendige haarcellen in het organon Corti (pag. 37);

de betrekking der macula lagenae tot de perilymphatische ruimte, den ductus perilymphaticus lagenae (pag. 42);

het ontbreken van een utriculair tak naar de macula sacculi (pag. 45);

de ligging der ganglioncellen in den ramus lagenaris (pag. 46).

Verder werd op de volgende punten de aandacht gevestigd:

de samenhang der raphen van de voorste verticale en de horizontale booggang en zijn beteekenis (pag. 15);

de vergelijkbaarheid der positie in de ruimte van het Cortisch orgaan, de membrana „basialis” en de macula lagenae (pag. 18);

de samenhang der zintuigplekken door middel van verbindingsstroomen en zijn beteekenis (pag. 22);

de vergelijkbaarheid van den bouw der zintuigplekken (pag. 24);

de vorm der cristae en de bevestiging der cupula (pag. 31);

de plaatsing der haren op de zintuigcellen van het Cortisch orgaan (pag. 38);

de beteekenis der vermindering van het aantal lengterijen van zintuigcellen in het Cortisch orgaan. (pag. 39).

Het *middenoor* en het *uitwendig oor* van *Echidna* vertoonen een aantal kenmerken, die specifiek zijn voor dezen gespecialiseerden vorm (tuba-verloop, pterygoid, musculus detrahens mandibulae, sluitplaat enz.), in wezen echter stemmen zij in hun bouw overeen met de zoogdieren: er zijn drie gehoorbeentjes aanwezig (zij het in ongewone ligging), het trommelvlies is naar binnen gewelfd, de musculus tensor tympani is goed ontwikkeld, er bevindt zich kraakbeen in de uitwendige gehoorgang, alles kenmerken, die geen reptiel vertoont. Daarnaast zijn enkele kenmerken te noemen, die wel aan Sauropsiden herinneren, zoo o.a. de columella-achtige vorm van den stapes, het bewaard blijven eener vena capitis lateralis.

ZUSAMMENFASSUNG

Einleitend wird im ersten Kapitel an Hand zahlreicher Daten, welche auf verschiedene Organsysteme Bezug nehmen, die Stellung von *Echidna* im System der Wirbeltiere erläutert. Aus diesen Daten, ebenso aus den Befunden am Mittelohr und am äusseren Ohr, geht hervor, dass der Ameisenigel sich in mancherlei Hinsicht den *Sauropsiden* anschliesst, durch andere Merkmale mit den Säugern Ähnlichkeit hat, schliesslich eine Reihe von Charakteristika hat, welche nur dieser sehr spezialisierten Form zukommen.

Die Untersuchung des inneren Ohres lieferte Befunde, welche sich in derselben Weise gruppieren lassen; das Labyrinth dieser seltenen Form nimmt dadurch in der vergleichenden Anatomie dieses Organs eine besondere Stellung ein.

Von den Merkmalen, welche das Echidnalabyrinth dem Labyrinth der *Sauropsiden*, insbesondere demjenigen der Krokodile und Vögel anschliessen, wären Folgende zu nennen:

die besondere Länge des vorderen vertikalen Bogenganges (*Aves*, S. 11);

das Vorhandensein eines *Recessus Labyrinthi* (S. 13);

das Vorhandensein einer *Papilla neglecta* (S. 29);

die Form des *Sacculus* (S. 16);

das Vorhandensein einer *Lagena* mit *Macula lagenae* (S. 21);

das Fehlen von Windungen im *Ductus cochlearis* (S. 22);

das Vorhandensein einiger Blutgefässe in der Reissnerschen Membran und in der *Sacculuswand* (S. 35);

das Auftreten zahlreicher Längsreihen von Sinnesepithelzellen im distalen Teil des Cortischen Organs (S. 38);

der Kaliberunterschied der Skalen (S. 41);

die nicht terminale Lage des *Helicotrema* (S. 41);

das weite Lumen des *Aquaeductus cochleae* (S. 44).

Von den Merkmalen des Echidnalabyrinth die säugerähnlich sind, seien Folgende genannt:

der geringe Durchmesser des *Ductus reuniens* (S. 17);

das Vorhandensein eines *Coecum cochleae* (S. 17);

die Form und Ausdehnung des Sinnesepithels der Cristae; das Fehlen einer Crista cruciata (S. 31);

das Vorhandensein einer Stria vascularis, einer Reissnerschen Membran, eines Limbus spiralis von Säugercharakter (S. 35);

der Bau des Cortischen Organs im proximalen Teil des Ductus cochlearis (S. 37);

das Fehlen eines Ductus perilymphaticus brevis (S. 41 und 45);

die deutliche Abgrenzung der Cisterna perilymphatica durch eine Membrana limitans (S. 43).

Als *Sondermerkmale* des *Echidnalabyrinthes* seien Folgende aufgezählt:

Lage und Gestalt des Ductus cochlearis (S. 21);

die ungewöhnliche Grösse der Macula utriculi (S. 13);

die Form der Macula sacculi (S. 17);

die nicht terminale, abgeknickte Lage der Lagena (S. 17);

die abweichende Form und Orientierung der Macula lagenae (S. 19);

die allmählich erfolgende Veränderung des Baues des Cortischen Organs in der Richtung von proximal nach distal (S. 37);

das Vorkommen von vier bis fünf Längsreihen innerer Haarzellen und von sechs bis sieben Längsreihen äusserer Haarzellen im Cortischen Organ (S. 37);

die Beziehung der Macula lagenae zum perilymphatischen Raum, Ductus perilymphaticus lagenae (S. 42);

das Fehlen eines Ramus utricularis zur Macula sacculi (S. 45);

die Lage der Ganglionzellen im Ramus lagenaris (S. 46).

Besondere Beachtung wurde den folgenden Punkten gewidmet:

der Zusammenhang der Raphen des vorderen vertikalen und des horizontalen Bogenganges und die Bedeutung dieser Erscheinung (S. 15);

die Vergleichbarkeit der Orientierung im Raum des Cortischen Organs, der Membrana basialis und der Macula lagenae (S. 18);

der Zusammenhang der Sinnensendstellen mittels Verbindungsstrassen, sowie deren Bedeutung (S. 22);

die Vergleichbarkeit des Baues der Sinnesendstellen (S. 24);

die Form der Cristae und die Befestigung der Cupulae (S. 31);

die Stellung der Haare auf den Sinnesendstellen des Cortischen Organs (S. 38);

die Bedeutung der Verringerung von der Zahl der Längsreihen von Sinneszellen im Cortischen Organ (S. 39).

Die *mittlere* und *äussere Ohrsphäre* von Echidna zeigen verschiedene Merkmale, welche spezifisch sind für diese spezialisierte Form (Verlauf der Tube, Pterygoid, Musculus detrahens mandibulae, Schlussplatte usw.); im Grossen und Ganzen weisen sie Säugercharakter auf: es sind drei Gehörknöchelchen vorhanden (sei es in ungewöhnlicher Lage), das Trommelfell ist nach innen gewölbt, der Musculus tensor tympani ist gut entwickelt, im äusseren Gehörgang ist Knorpel vorhanden, alles Merkmale die keinem Reptil zukommen. Daneben wären einige zu nennen, die doch an Sauropsiden erinnern: die columella-ähnliche Gestalt des undurchbohrten Stapes, das Erhaltenbleiben einer Vena capitis lateralis, seien hier nur hervorgehoben.

LITERATUUR

1. ALEXANDER, G. Ueb. Entw. u. Bau d. Pars inf. Labyr. d. höheren Säuget. Denkschr. K. Akad. d. Wissensch. Wien, **70**, 1901.
2. Idem, Zur Entwgesch. u. Anat. d. inneren Gehörorg. d. Monotremen. Zentrbl. f. Phys. **17**, 1903.
3. Idem, Entw. u. Bau d. inn. Gehörorg. von Echidna acul. Jer. Denkschr. **6**, Semon Forsch. **3**, 1904.
4. AYERS, H. Die Membr. tect., was sie ist u. die Membrana bas. was sie verrichtet. Anat. Anz. **6**, 1891.
5. Idem, A contribution to the morph. of the vertebrate ear. J. of Morph. **6**, 1892.
6. BAST, T. The utriculo-endolymphatic valve. Anat. Rec. **40**, 1928.
7. BAST, T. and E. W. HOFFMANN, Comp. stud. endolymph. valve some mammals. Anat. Rec. **46**, 1930.
8. BEER, G. R. DE The developm. of the skull of Ornithorh. Trans. Zool. Soc. London, **23**, 1936.
9. BEMMELEN, J. F. v. On reptil. affinities in the tempor. reg. of the Monotreme skull. Proc. Int. Congr. of Zool. 1898.
10. Idem, Der Schädelbau d. Monotremen. Jen. Denkschr. **6**, Semon Forsch. **3**, 1901.
11. BOAS, J. E. V. Ohrknorpel u. äusseres Ohr d. Säuget. Kopenhagen, 1912.
12. BONDY, G. Vergl. Anat. Gehörorg. d. Säuger (tympanicum). Anat. Hefte, **35**, 1907.
13. BRAUS, H. Untersuch. z. vergl. Histol. d. Leber d. Wirbelt. Jen. Denkschr. **5**, Semon Forsch. **2**, 1896.
14. BREUER, J. Ueber d. Gehörorg. d. Vögel. Sitzber. K. Akad. d. Wissensch. Wien, **116**, 1907.
15. BURLET, H. M. DE, Zur vergl. Anat. u. Phys. d. perilymph. Raumes. Acta Otolar. **13**, 1929.
16. Idem, Gliederung d. häutigen Labyr. Z. f. Anat. u. Entwgesch. **94**, 1931.

17. BURLET, H. M. DE, Vergl. Anat. d. Stato-akust. Organs. Hdb. d. Vergl. Anat. Bolk, Göppert, Kallius u. Lubosch. **2**, 1934.
18. Idem, Vergl. Anat. endolymph. u. perilymph. Sinnesendst. d. Labyr. Acta Otolar. **22**, 1935.
19. Idem, Die Ungleichwertigkeit d. Bogengänge. Z. f. Anat. u. Entwgesch. **104**, 1935.
20. BURLET, H. M. DE and C. VERSTEEGH, A supernumerary senseorg. in the labyr. of Echidna. Acta Otolar. **16**, 1931.
21. CALDWELL, W. H. The embryol. of Monotremata a. Marsup. Phil. Transact. R. Soc. London **178**, 1887.
22. CORDS, E. Ueber die Herkunft d. Ohrknorpels d. Monotremen. Anat. Hefte **56**, 1918.
23. DENKER, A. Zur vergl. Anat. d. Gehörorg. d. Säuget. Erg. d. Anat. u. Entwgesch. **9**, 1899; ausführlich als Monographie: Veit & Co. Leipzig, 1899.
24. Idem, Zur Anat. d. Gehörorg. d. Monotremen. Jen. Denkschr. **5**, Semon Forsch. **3**, 1901.
25. DORAN, A. H. G. Morph. of the mamm. ossic. aud. Transact. Linn. Soc. **1**, 1876.
26. EGGELING, H. v. Die ausgebild. Mammadr. d. Monotremen. Jen. Denksch. **6**, Semon Forsch. **4**, 1899.
27. Idem, Die Entw. d. Mammadr., Entw. u. Bau übrigen Hautdr. d. Monotremen. Jen. Denkschr. **6**, Semon Forsch. **4**, 1901.
28. Idem, Neue Beob. über d. Mammadr. Entw. bei Echidna. Jen. Denkschr. **6**, Semon Forsch. **4**, 1907.
29. ESCHWEILER, R. Die fenestra cochleae bei Echidna hystrix. Anat. Anz. **16**, 1899.
30. Idem, Zur vergl. Anat. d. Musk. u. Topogr. d. Mittelohres versch. Säuget. Arch. f. Mikrosk. Anat. **53**, 1899.
31. FIEANDT, H. und A. SAXEN, Beiträge z. Hist. d. stria vascul. u. d. Prom. spir. bei Säugern. Z. f. Anat. u. Entwgesch. **106**, 1936.
32. Idem, Strukt. u. Funktion d. Plan semil. u. d. sogen. Randepith. im stat. Labyr. d. Menschen u. d. Hundes. Z. f. Anat. u. Entwgesch. **106**, 1936.

33. FREY, H. Vergl. Stud. ü. d. Hammer-Ambossverb. Anat. Hefte **44**, 1911.
34. FUERBRINGER, M. Zur Frage d. Abstammung d. Säuget. Festschr. 70. Geb.tag Ernst Haeckel. Verl. Fischer, Jena, 1904.
35. Idem, Schlussübers. ü. d. ges. Inhalt v. Semon's Forsch. Jen. Denkschr. **4**, Semon Forsch. **1**, 1913.
36. GAUPP, E. Z. Entwgesch. u. vergl. Morphol. d. Schädels v. Echidna. Jen. Denkschr. **6**, Semon Forsch. **3**, 1908.
37. Idem, Ueber Entw. u. Bau d. beiden ersten Wirbel u. d. Kopfgel. v. Echidna. Jen. Denkschr. **6**, Semon Forsch. **3**, 1908.
38. Idem, Säugerpterygoid u. Echidnapteryg. usw. Anat. Hefte, **42**, 1910.
39. Idem, Die Reichertsche Theorie. Arch. f. Anat. u. Entwgesch. *Suppl.* Bd. z. Jg. 1912.
40. GOODRICH, E. S. The chorda tympani and middle ear in Reptiles, Birds and Mammals. Quart. J. of microsc. science. **61**, 1915.
41. GOEPPERT, E. Beitr. z. vergl. Anat. d. Kehlkopfes mit bes. Berücksicht. d. Monotremen. Jen. Denkschr. **6**, Semon Forsch. **3**, 1901.
42. Idem, Ueber Rückbildung u. Ersatz d. Art. brach. bei Echidna. Morph. Jahrb. **33**, 1905.
43. GRAY, A. A. The labyrinth of animals. Vol. **2**, J. & A. Churchill. London, 1908.
44. Idem, Comp. anat. middle ear. J. of Anat. & Physiol. **47**, 1913.
45. GUILD, S. R. Observ. upon the structure a. normal contents of the duct. and saccus endolymph. of the guinea-pig. Am. J. Anat. **39**, 1927.
46. Idem, The circulation of the endolymph. Am. J. Anat. **39**, 1927.
47. GULDBERG, G. A. Beitr. z. Kenntn. d. Eierstockeier b. Echidna. Sitzber. Jen. Gesellsch. f. Med. u. Naturwiss. 1885.
48. HAACKE, W. Meine Entdeckung d. Eierlegens d. Echidna hystrix. Zool. Anz. **7**, 1884.

49. HAMMAR, A. Stud. ü. d. Entw. d. Vorderdarms usw. Arch. f. Mikrosk. Anat. u. Entwgesch. **59**, 1902.
50. HARDY, M. Observ. on the innerv. of the macula sacc. in man. Anat. Rec. **59**, 1934.
51. HAZAMA, Die absond. Zellelement. d. Wirbeltierlabyr. Z. f. Anat. u. Entwgesch. **88**, 1928.
52. HELD, H. Die Cochlea d. Säuger u. d. Vögel, ihre Entw. u. ihr Bau. Handb. d. norm. u. pathol. Physiol. **11**, 1925.
53. HERZOG, Ueber die Entsteh. d. Otolithen. Jahresvers. d. Ohrenärzte. München. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilh. **12**, 1925.
54. HOCHSTETTER, F. Beitr. z. Anat. u. Entwgesch. d. Blutgef. syst. d. Monotremen. Jen. Denkschr. **5**, Semon Forschr. **2**, 1896.
55. HOWES, G. B. On the coracoid of terrestrial vertebrates. Proc. Zool. Soc. London, 1893.
56. HUBER, E. Stud. on the organis. of the Monotremes, contr. with Mars. and Placent. Morph. Jahrb. **66**, 1931.
57. HYRTL, J. Vergl. Anat. Unters. ü. d. Gehörorg. d. Menschen u. d. Säuget. Wien, 1845.
58. Idem, Inneres Gehörorgan. Verlag Ehrlich, Prag, 1845.
59. IWATA, N. Ueber d. Labyr. d. Fledermaus usw. Journ. of Exper. Med. **1**, 1924.
60. Idem, Ueber d. „Wurzelepithel“ d. Lig. spirale d. Schnecke. Fol. Anat. Jap. **3**, 1924.
61. IBSEN, J. Anatomiske Undersøgelser over Øretslabyr. Kopenhagen, 1846.
62. KAMPEN, P. N. v. De tympanaalstreek v. d. zoogdierschedel. Acad. proefschr. Phil. Fac. Amsterdam, 1904.
63. KAWANO, R. Beitr. z. Entwgesch. d. Säugerlabyr. Arch. f. Ohrenheilk. **110**, 1922.
64. Idem, Ueber d. Gehörorg. d. Gürtelt. Z. f. Anat. u. Entwgesch. **72**, 1924.
65. KEIBEL, F. Z. Entwgesch. d. Urogen. Appar. v. Echidna. Jen. Denkschr. **6**, Semon Forschr. **3**, 1904.
66. Idem, Z. Entw. d. Leber, d. Pankreas, u. d. Milz b. Echidna. Jen. Denkschr. **5**, Semon Forschr. **2**, 1904.

67. KLAUW, C. J. v. D. Ueber die Entw. d. Entotympanicums. Diss. Phil. Fac. Leiden, 1922.
68. Idem, Bau u. Entw. d. Gehörknöchelchen. Erg. d. Anat. u. Entwgesch. **25**, 1924.
69. KOELLIKER, A. v. Die Medulla oblong. u. d. Vierhügelgegend v. Ornithor. u. Echidna. Leipzig, Verl. Engelmann, 1901.
70. KOLMER, W. Stud. am Labyr. v. Insectivoren. Sitzber. K. Akad. d. Wissensch. Wien, **122**, 1913.
71. Idem, Zur Organologie u. Mikrosk. Anat. v. Proechidna. Z.W.Z. **125**, 1925.
72. Idem, Gehörorg. Hdb. d. Mikrosk. Anat. d. Menschen, v. Möllendorff. **3**, dl 1, 1927.
73. KUEHN, O. Die Phylog. d. Tiere auf palaeontol. Grundlage. Verl. Fischer, 1938.
74. LUBOSCH, W. Das Kiefergelenk d. Monotremen. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. **41**, 1906.
75. MAURER, F. Die Schlundspalten v. Echidna. Verh. d. Anat. Gesellsch. Jena, 1899.
76. Idem, Die Schilddrüse, Thymus usw. b. Echidna. Jen. Denkschr. **6**, Semon Forschr. **3**, 1895.
77. MECKEL, J. F. Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica. Leipzig, 1826.
78. NAEF, A. Phylogenie d. Tiere. Verl. Bornträger. 1931.
79. NARATH, A. Die Entw. d. Lunge v. Echidna. Jen. Denkschr. **5**, Semon Forschr. **2**, 1896.
80. NORRIS, H. A. Development of the ear of Amblystoma. (1) J. of Morph. **7**, 1892.
81. OORT, H. Verästelung d. Nerv. octavus b. Säuget. Anat. Anz. **51**, 1918.
82. OPPEL, A. Ueber d. Darm d. Monotremen usw. Jen. Denkschr. **5**, Semon Forschr. **2**, 1896.
83. Idem, Ueber d. Zunge d. Monotremen usw. Jen. Denkschr. **6**, Semon Forschr. **4**, 1899.
84. OWEN, Article Monotremata. Todd's Cyclop. of Anat. a. Phys. **8**, 1839.
85. PRITCHARD, U. The cochlea of Ornithorhynchus. Phil. Transact. Soc. London, **172**, 1881.
86. ROEMER, F. Das Integument d. Monotremen. Jen. Denkschr. **6**, Semon Forschr. **3**, 1898.

87. RUGE, G. Die Hautmusk. d. Monotremen. Jen. Denkschr. **5**, Semon Forsch. **2**, 1895.
88. Idem, Das Integument d. Monotremen. Jen. Denkschr. **6**, Semon Forsch. **3**, 1898.
89. Idem, Das Knorpelskelet d. äuss. Ohres d. Monotremen, ein Derivat d. Hyoidbogen. Morph. Jahrb. **25**, 1897.
90. SCHEPMAN, A. M. H. Octavolat. zintuigen. Diss. Phil. Fak. Amsterdam, 1918.
91. SCHULMAN, Hj. Beitrag z. vergl. Anat. d. Ohrmusk. öfvertryck Finska Vetenskap **33**, 1891, Helsinfors.
92. Idem, Vergl. Unters. ü. d. Trigemini-musk. d. Monotremen. Jen. Denkschr. **6**, Semon Forsch. **3**, 1906.
93. Idem, Ueber d. Facialismusk. einiger Säuget. bes. d. Monotremen. Festschr. f. Palmen, Helsinfors, 1907.
94. SCHWALBE, G. Lehrb. d. Anat. d. Ohres. Erlangen, 1887.
95. SEMON, R. Die Embryonalhüllen d. Monotremen u. Marsup. Jen. Denkschr. **5**, Semon Forsch. **2**, 1894.
96. Idem, Beob. ü. d. Lebensweise u. Fortpflanz. d. Monotremen, nebst Notizen ü. ihre Körpertemp. Jen. Denkschr. **5**, Semon Forsch. **2**, 1894.
97. Idem, Im australischen Busch u.a. den Küsten d. Korallenmeeres.
98. SIXTA, Ueber d. morphol. Bedeut. d. Monotremen, (Sauromammalia), Ornithorhynchus u. Echidna. 1901.
99. SMITH, G. E. ELLIOT, The connect. between the olfact. bulb a. the hippoc. Anat. Anz. **10**, 1895.
100. Idem, Structure cerebral hemisf. of Ornithor. J. of Anat. a. Physiol. **30**, 1896.
101. Idem, Further observ. on the brain in the Monotremes. J. of Anat. a. Physiol. **33**, 1899.
102. STREETER, G. L. The vascular drainage of the endolymph. sac a.s.o. Am. J. of Anat. **19**, 1916.
103. SIEBENMANN, F. Mittelohr u. Labyrinth. Bardelebens Hdb. d. Anat. d. Menschen, **6**, 1898.
104. STRAUCH, A. De loco monotrematibus in systema zoologico assignando et de Ornithorhynchi anatini Shaw. Diss. inaug. Dorpat, 1899.

105. VOIT, M. Das Goniale am Unterl. d. Vögel. Z. f. Morph. u. Anthropol. **24**, 1924.
106. Idem, Z. Frage d. Verästelung d. Nerv. Octavus b. d. Säuget. Anat. Anz. **31**, 1907.
107. WESTLING, CH. Anat. Unters. ü. Echidna. Svenska Vet. Akad. Handlingar **15**, 1889, Stockholm.
108. WESTON, J. K. Observ. on the distrib. of ganglionc. a. fibers related to the sacc. a. the basal coil of the cochlea. Acta Neerl. Morphol. **1**, 1937.
109. Idem, Observ. on the comp. anat. of the 8th nerve complex. Acta Otolar. **27**, 1939.
110. Idem, Notes on the comp. Anat. of the sensory areas of the vertebr. inner ear. J. C. N. **70**, 1939.
111. WYETH, F. J. The developm. of the auditory appar. in Sphe-nodon punctatus. Phil. Transact. R. Soc. London **212**, 1919.
112. ZARNIK, B. Vergl. Stud. ü. d. Bau d. Niere v. Echidna u. d. Reptilienniere. Jen. Zeitschr. f. Natur-wissensch. **46**, 1910.
113. ZIEHEN, TH. Das Zentralnervensyst. d. Monotremen u. Marsup. Jen. Denkschr. **6**, Semon Forsch. **3**, 1897.
114. ZUCKERKANDL, E. Z. Morph. d. Musk. tensor tympani. Arch. f. Ohrenheilk. **20**, 1884.
115. Idem, Ueber die Ohrtrompete d. Ameisenfressers. Monatschr. f. Ohrenheilk. **1**, 1904.
116. Idem, Beitrag z. Anat. d. Ohrtrompete. Monatschr. f. Ohrenheilk. **23**, 1906.
117. Idem, Anatomie d. Tuba Eustachii. Monatschr. f. Ohrenheilk. **23**, 1906.

